

TARTU ÜLIKOOL  
LOODUS- JA TEHNOLOOGIAATEADUSKOND  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

Kadi Jairus

SAMBLIKE SEISUNDI VÕRDLUS  
METSÄ- JA SÄILIKPUUDEL

Magistritöö

Juhendajad: Ph.D. Piret Lõhmus  
Ph.D. Asko Lõhmus

Tartu 2008

# SISUKORD

1. SISSEJUHATUS	3
1.1. Säilikpuud ja nende looduskaitsealine tähtsus	3
1.2. Säilik- ja jäanukpuude samblike uuritus	4
1.3. Samblike seisundit mõjutavad faktorid raiesmikul	6
1.4. Magistritöö eesmärgid	8
2. MATERJAL JA METOODIKA	10
2.1. Uurimisalad ja välitööde planeerimine	10
2.2. Välitööd	12
2.3. Laborianalüüsid	13
2.3.1. Samblike määramine	13
2.3.2. Klorofüllü fluorestsentsi analüüsid	14
2.3.3. Anatoomiliste tunnuste mõõtmine	15
2.3.4. Viljakushinnangud	17
2.4. Andmeanalüüs	19
2.4.1. Töötuse mõju samblike seisundile	19
2.4.2. Samblikuliikide raieundlikkus	20
2.4.3. Seosed tunnuste vahel ja seisundi hindamise meetodite efektiivsus	20
3. TULEMUSED	22
3.1. Töötuse mõju samblike seisundile	22
3.2. Samblikuliikide raieundlikkus	26
3.3. Seosed puu tunnuste ja seisundinäitajate vahel	28
3.4. Seisundinäitajate sõltumatus ja meetodite efektiivsus	28
4. ARUTELU	31
4.1. Töötuse mõju samblike seisundile	31
4.1.1. II fotosüsteemi maksimaalne efektiivsus $F_v/F_m$	31
4.1.2. Anatoomilised tunnused	33
4.1.3. Apoteetsiumite suhteline pindala	34
4.1.4. Tumede apoteetsiumite osakaal	36
4.2. Samblikuliikide raieundlikkus	37
4.3. Seosed puu tunnuste ja seisundinäitajate vahel	39
4.4. Seisundinäitajate sõltumatus ja meetodite efektiivsus	39
4.6. Järeldused	42
KOKKUVÕTE	43
SUMMARY	45
TÄNUSÕNAD	47
KASUTATUD KIRJANDUS	48
LISAD	55

# 1. SISSEJUHATUS

## 1.1. Säilikpuud ja nende looduskaitseline tähtsus

Järjest suureneva inimõjuga maailmas seisab looduskaitse vastamisi olulise probleemiga, kuidas säilitada bioloogilist mitmekesisust majanduslike huve silmas pidades. Metsanduses tuleneb üks põhivastuolu sellest, et inimese seisukohast mugavam ja traditsiooniline lageraie on metsaelustikule ebaloomulik, sest erineb oluliselt looduslikest puistuvahetushäiringuist, nagu tulekahjud, üleujutused ja tormimurrud (Franklin *et al.*, 1997). Säilitamiseks elurikkust majandatavas metsamaastikus on alates 1980. aastatest kogunud populaarsust lahendus jätta raiesmikele vana metsa struktuurielemente – eri suurusega elusaid ja surnud puid, mitmerindelisust ning kõdupuitu. Ühe osa sellest praktikast moodustab paljudes maailma riikides, nende seas Eestiski rakendatav elusate säilikpuude jätmine raiesmikele (ingl *green-tree retention*; Rosenvald & Lõhmus, 2005, 2008).

Säilikpuu täidab raiesmikul loodusliku häiringu üle elanud jäänukpuu funktsiooni ja on tulevase puistu põlispuu. Seetõttu tuleb säilikpuu nimetuse all mõista eelkõige vanu, jämedaid, väljakujunenud võraga, õõnsustega või muul moel omapäraseid puid (Franklin *et al.*, 1997; Rosenvald & Lõhmus, 2005). Säilikpuudel on mitu funktsiooni (Franklin *et al.*, 1997; Lindenmayer & Franklin, 2002): ühelt poolt pakuvad need eluspuudena paljudele organismidele elupaika (nt lüljalalgsetele, epifüütidele ja mikroobidele) ning on peremeheks ja energiaallikaks mulla-elustikule, nagu mükoriisased. Teiselt poolt kujutavad säilikpuud endast tulevase kõdupuidu varu, evides hukkununa väärtust mineraalainete allika ja ka elupaigana. Seega muutub säilikpuude roll metsas aja vältel. Lisaks sellele erineb säilikpuude funktsioon lähtuvalt sellest, kas vaatluse all on puu või terve puistu. Liikide omapära ja kogu metsa elukäiku arvestades omistataksegi säilikpuudele kolm põhilist ülesannet: (1) puistus enne raiet elanud kitsa elupaiga- või kasvukohanõudlusega liikide säilitamine uue metsa kujunemiseni, (2) taastuva puistu rikastamine spetsiifilisi mikroelupaiku pakkuvate struktuurielementidega ja (3) majandatud metsamaastiku sidususe tagamine, muutes raiutud alad isendite liikumiseks ja liikide taasisustamiseks sobivaks (Franklin *et al.*, 1997). Seega pakuvad säilikpuud pelgupaika liikidele, mis lageraie korral kaoksid. Eriti tähtis on selline pelgupaik aeglaselt levivatele ja puudest otseselt sõltuvatele, nende sees või peal kasvavatele

liikidele, sh epifüütsetele samblikele (e.g. Rosenthal & Lohmus, 2008). Kuid kas säilikpuud täidavad neile antud looduskaitsefunktsiooni, sh kas epifüütsed samblikud kohanevad ja kanduvad järgmisse metsapõlvkonda või pigem hukuvad?

## 1.2. Säilik- ja jäänukpuude samblike uuritus

Säilikpuid ja nende mõju elurikkusele hakati süstemaatiliselt uurima 1980. aastate lõpus, kuid esimene ülevaateartikkel nende looduskaitsefunktsioonide täidetusest liigirühmiti ilmus alles hiljuti (Rosenthal & Lohmus, 2008). Eriti vähe töid on tehtud epifüütide, sh samblike kohta (Tabel 1).

Tabel 1. Säilikpuude mõju elurikkusele käsitlevad tööd vastavalt elustikurühmale ja piirkonnale Rosenthaldi ja Lohmuse (2008) järgi. Sulgudes on toodud pikemat perioodi (vähemalt 20 aastat pärast raiet) käsitlevad uurimused.

Uuritav elustikurühm	Piirkond			Kokku
	boreaalne	parasvööde	subtroopika	
epifüüdid	5	5		10 (3)
alustaimestu	13	12		25 (5)
ektomükoriisaseened	6	5		11 (2)
lüljalgsed	16	3	1	20 (2)
kahepaiksed ja roomajad		6	1	7
linnud	22	21	5	48 (10)
imetajad	9	11	3	23 (6)
<i>Kokku</i>	<i>71</i>	<i>63</i>	<i>10</i>	<i>144 (28)</i>

Säilikpuudel kasvavate samblike kohta on tehtud neli uurimust, kõik Euroopas. Neist üks on liigikeskne transplantatsioonikatse ja teised on veidi üldisemad, käsitledes epifüütset sambliku- ja fotobiondikooslust. Võrdlemaks hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) vitaalsust hajutatult ja gruppidega paiknevatel säilikpuudel ning raieküpses metsas tehti Lõuna-Rootsis transplantatsioonikatse (Hazell & Gustafsson, 1999). Tulemused kinnitasid, et

kuigi kõik isendid ei suutnud raiesmikel ellu jääda, ilmnesid enamasti siiski kiired stressist taastumise märgid. Looduskaitse eesmärke silmas pidades järeldati, et raiesmikele tuleks jätta piisaval hulgal ning ka suuri vanu säilikipuid, mis paiknevad gruppidenä. Eestis uuriti säilikipuid asustavate epifüütsete samblike seisundi muutusi raiejärgsel perioodil võrreldes metsas kasvavate isenditega, kaasates uurimusse nelja liiki puudel terve epifüütse samblikukoosluse (74 taksonit; Lõhmus *et al.*, 2006), milles töö tulemusena eristusid raietundlikud ja -tolerantsed samblikuliigid. Järeldati, et säilikpuud suudaksid samblikuliike säilitada ning seda eriti juhul, kui raiesmikele jäetakse krobeline, varju pakkuva koorega puuliigid harilik saar (*Fraxinus excelsior*) ja harilik haab (*Populus tremula*), millest viimane on väärtuslik ka eripärase epifüütide koosseisu tõttu. Hariliku haava tähtsust näidati ka Hedenäsi ja Hedströmi (2007) töös Põhja-Rootsis, kus kolme tsüanobakterist ja kahe rohevetikast fotobiondiga liigi ohtrust ja vitaalsust võrreldi säilikpuudega raiesmikul ja metsas ning leiti, et puu põhjaküljel püsivad nad vähemalt 24 aastat pärast raiet. Samuti on leitud, et nii tsüanobakterid kui ka rohevetikad suudavad säilikhaabadel elada, kusjuures ohtrus varieerub perekonniti (Hedenäs *et al.*, 2007).

Nende nelja töö oluliseks puuduseks on ajaskaala – uuringute kestus on alla viie aasta, mis võib olla liialt napp periood, et täheldada samblike aeglast hukkumist fotoinhibitsiooni tõttu või kohanemist ja taastumist (Hazell & Gustafsson, 1999; Lõhmus *et al.*, 2006). Seda aitavad mõneti leevendada kaks retrospektiivset uurimust jäänukpuudel – säilikpuude looduslikel analoogidel – kasvavatest samblikest. Ameerika parasvöötme okasmetsas on leitud, et ka enam kui 50 aasta vanuses metsas on jäänukpuudeta aladel samblike biomass varises väiksem (Peck & McCune, 1997). Sarnases uurimuses selgus isegi kahe liigi otsene sõltuvus jäänukpuudest, nimelt vähenes kopsusambliku *Lobaria oregana* ja keraja korallsambliku (*Sphaerophorus globosus*) varise kogumass kauguse suurenedes jäänukpuust (Sillett & Goslin, 1999).

Kuid ka jäänukpuudel põhinevaid töid arvestades jäävad senised uurimused säilikpuude efektiivsusest samblikuliikide kaitsel ühekülseks. Nimelt rakendatakse neis kõigis võrdlemisi üldisi meetodeid: talluse välimuse põhjal vitaalsushinnangute andmist, liikide ohtruse ja samblikuvarise biomassi määramist. Säilikpuudel kasvavate samblike füsioloogiliste protsesside ja anatoomia uurimine võimaldaks aga tõenäoliselt märgata ka muutusi, mis ei pruugi olla veel avaldunud isendite välimuses ning liikide ohtruses. Samuti aitaksid need

oletatavasti täpsemad ja informatiivsemad meetodid, mida seni pole säilikpuude efektiivsuse uurimisel rakendatud, mõista sügavamalt põhjusi, miks ühed liigid on raie järel edukamad kui teised, ja võimaldaksid majandamist kohandades liike paremini kaitsta.

### **1.3. Samblike seisundit mõjutavad faktorid raiesmikul**

Lähtepunktid, millele peaks säilikpuudel kasvavate samblike füsioloogia ning anatoomia uurimisel ja raietaluvuse põhjuste väljaselgitamisel keskenduma, tulenevad metsa ja raiesmiku mikrokliimaatilistest erinevustest. Põhiline muutus varju pakkuva puistu osaliselgi eemaldamisel on valguse intensiivistumine, mis omakorda viib kuivuse ja päikesele avatud pindade temperatuuri tõusuni (Chen *et al.*, 1999; Gauslaa *et al.*, 2001). Kuid raiesmiku erinev keskkond võib samblikke mõjutada ka märksa otsesemalt. Nt lõhub tallusi tuul, mis on tunduvalt tugevam kui metsas (Chen *et al.*, 1999; Hilmo & Holien, 2002). Teisalt aga kiireneb raiesmiku valgusküllasuses säilikpuude kasv, mis võib viia talluste irdumiseni koorelt (Gauslaa *et al.*, 2001; Hedenås *et al.*, 2007).

Raiesmike karmistunud tingimused mõjutavad mitut samblike füsioloogilist protsessi, millest olulisimaks tuleb pidada fotosünteesi kui organismi elu ja kasvu tagajat. Kuna samblikud ei suuda oma niiskusesisaldust reguleerida, sõltub nende kasv esmajoones veest. Niiske ja metaboolselt aktiivse talluse kasvu limiteerib valgus ning alles seejärel muutub oluliseks mõjutajaks temperatuur (Palmqvist, 2000). Pidev madal niiskusesisaldus on samblikele energiakulukas, sest toimub hingamine, kuid mitte fotosüntees (Nash, 1996), kusjuures säilikpuul kui avatud kasvukohal lisandub kuivusele ka kõrge temperatuur. Keskkonna soojenemisel 10 °C võrra intensiivistub samblikes peamiselt mükobiondi arvel hingamine kaks kuni kolm korda (Palmqvist, 2000). Fotobionti mõjutavad kuumus, kuivus ja liigvalgus II fotosüsteemi kahjustades, mis tingib süsihappegaasi sidumise intensiivsuse languse (Gauslaa & Solhaug, 1999; Palmqvist, 2000).

Siiski on samblikel mehhanisme kohanemaks tingimustega säilikpuudel. II fotosüsteemi kahjustumise vastu on esmajoones abi samblike poikilohüdrilisusest, sest läbikuivanud olekus üldjuhul fotosünteesi ei toimu: kuivamise käigus eraldub valgust neelav kompleks II fotosüsteemist (Palmqvist, 2000). Teiseks kaitseb samblikke liigvalguse eest ehitus – kuna fotobiondikiht paikneb hüüfidest moodustunud ülemise koorkihi all jõuab selleni vaid osa

kiirgusest, kuivanuna 54–79% ja veega küllastunud olekus 24–54% (Nash, 1996). Kolmandaks pakuvad kaitset liigvalguse eest liigispetsiifilised filtrina toimivad pigmendid ja energiat soojusena vabastav ksantofüllü tsükkel (Green & Lange, 1995; Heber *et al.*, 2001; Kranner *et al.*, 2003).

Raiejärgselt karmistunud keskkonnatingimused mõjutavad ka samblike morfoloogiat ja anatoomiat. Takistamaks liiga tugeva valguse jõudmist fotobiondini ja fotosünteesiaparaadi kahjustumist, kogunevad talluse ülemisse koorkihti pigmendid (Gauslaa & Solhaug, 2001). Seevastu sambliku helenemine viitab klorofüllü lagunemisele ja pleekunud tallused hukkuvad lähikuudel (Gauslaa & Solhaug, 1996). Kuivades tingimustes pakseneb ja tiheneb ülemine koorkiht, mis kaitseb fotobionti liigse valguse eest ja aitab vähendada vee aurumist tänu väiksemale talluse eripinnale (Hyvärinen, 1992; Rikkinen, 1997). Lähtuvalt talluse paksusse investimisest võib aeglustuda laienemiskasv (Hedenås & Ericson, 2003). Lisaks talluse paksusele on raiesmiku tingimustes oluline samblike üldine morfoloogia. Nt on kuivamisaltimad suhteliselt suure pinnaga põõsasja kasvuvormi, teraja tallusega või soreedidega kaetud samblikud (Rikkinen, 1997; Hedenås & Ericson, 2003). Rippuvad peeneharulised liigid, nagu perekondades tuustsamblik (*Alectoria*) ja narmassamblik (*Bryoria*), on lisaks morfoloogiast tulenevale kuivatundlikkusele kergesti tuule poolt lõhutavad ja substraadilt eemaldatavad (Esseen & Renhorn, 1997; Hilmo & Holien, 2002). Samas võimaldab selline ehitus tänu paremale soojusvahetusele vältida kuumakahjustusi ja loomulikult toimub kiiremini ka kuivamise vastandprotsess – vee omastamine (Gauslaa & Solhaug, 1999). Seega sõltub morfoloogiline kohasus keskkonnatingimuste kombinatsioonist.

Samblikel on mitmesuguseid mehhanisme, mis võimaldavad füsioloogilisi protsesse ja ehitust keskkonnatingimustega vastavusse viia, kuid eri liikidel on selleks erinevad eeldused. Raiesmiku tingimuste suhtes tundlikumatena eristuvad tsüanobakterist fotobiondiga, põõsasjad ning vana metsa liigid (Tabel 2). Nende rühmade tundlikkust kinnitavad paljud keskkonnatingimuste muutuste mõju uurivad tööd, mille väärtust aga mõneti kahandab asjaolu, et raie mõjusid samblike füsioloogiale ja talluse ehitusele uuritakse enamasti vähestel liikidel (nt liigil *Lobaria pulmonaria*: e.g. Gauslaa & Solhaug, 1999; Palmqvist, 2000; Gaio-Oliveira *et al.*, 2004). Seega on mõnevõrra riskantne teha laiemapõhjalisi järeldusi ja üldistada seniseid tulemusi ülejäänud liikidele.

Tabel 2. Säilikpuudega raiesmikul valitsevate tingimuste suhtes tundlikumad (sh osaliselt kattuvad) samblikurühmad vastavalt keskkonnateguritele (allikad: Gauslaa & Solhaug, 1999; Palmqvist, 2000; Minibayeva & Beckett, 2001; Hedenås & Ericson, 2003; Hedenås & Hedström, 2007).

Keskkonnatingimus	Tundlikumad samblikurühmad
kuivus	tsüanobakterist fotobiondiga liigid põõsasjas ja viltjas kasvuvorm teraja tallusega liigid soreedidega liigid niiske ja vana metsaga kohastunud liigid
tugev valgus	tsüanobakterist fotobiondiga liigid vana metsaga kohastunud liigid
kõrge temperatuur	lehtjas ja koorikjas kasvuvorm
tuulisus	põõsasjas kasvuvorm

#### 1.4. Magistritöö eesmärgid

Käesoleva töö planeerimisel lähtuti ideest täiendada 2004. aastal läbi viidud uurimust (Lõhmus *et al.*, 2006), kus nelja palli skaalal hinnati visuaalselt samblikuliikide vitaalsust raie järel säilikpuudel ning läheduses kasvavatel sama liiki metsapuudel. Täiendus hõlmab erinevate samblike seisundi hindamise meetodite rakendamist. Vastavate meetodite väljaselgitamiseks autori bakalaureusetöös (Türk, 2006) seati tingimuseks, et need oleks üheselt rakendatavad sõltumata kasvuvormist või liigist, täpsed, mittedestruktiivsed, sobiksid välitingimustesse ega oleks liiga kulukad. Käesolevas töös otsustati kasutada klorofüllü fluorestsentsi analüüsimist, mis vastas kõigile eelpool mainitud tingimustele ja kahte paremuselt järgmist meetodit: viljakehade ohtruse hindamist, ning talluse anatoomiliste tunnuste mõõtmist.



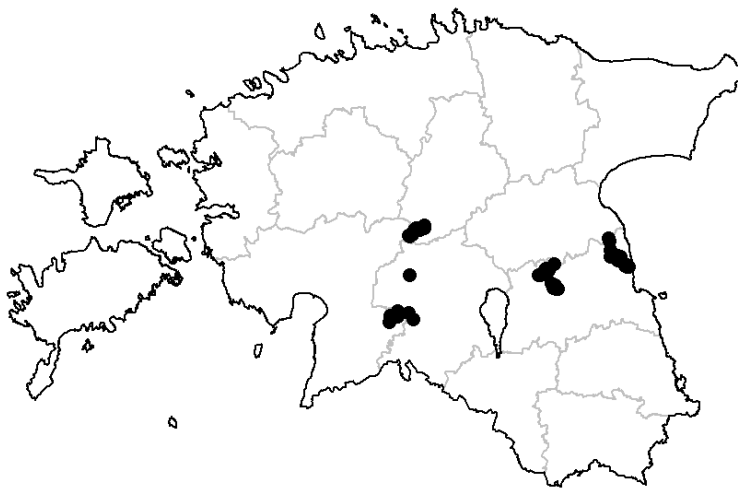
Arvestades säilikpuudel kasvavate samblike seisundi nappi ja ühekülgset uuritust seati töö eesmärkideks (tähtsuse järjekorras):

- 1) võrrelda samblike seisundit metsas ja raiesmikul isendite füsioloogial (klorofüllü fluorestsentsi mõõtmine) ja ehitusel (viljakushinnangute andmine apoteetsiumite suhtelise pindala alusel, anatoomiliste tunnuste mõõtmine) põhinevate meetoditega;
- 2) võrrelda eri liikide raietundlikkust ja analüüsida selle põhjusi;
- 3) uurida puu tunnuste mõju samblike seisundile
- 4) võrrelda kasutatud meetodeid ja nende efektiivsust samblike seisundi hindamisel.

## 2. MATERJAL JA METOODIKA

### 2.1. Uurimisalad ja välitööde planeerimine

Käesoleva töö uurimisalad vastasid Lõhmuse ja kaasautorite (2006) säilikpuude samblikukoosluse uurimise proovialadele. Need asusid neljas metuskonnas: Kabala metuskonnas Viljandi- ja Järvamaal, Kõpu metuskonnas Viljandi- ja Pärnumaal ning Laeva ja Alatskivi metuskonnas Tartumaal, geograafiliste koordinaatidega vahemikus 58°–59° põhjalaiust ja 25°–27° idapikkust (Joonis 1; Lisa 1). Lõhmuse ja kaasautorite (2006) uurimus hõlmas nendes metuskondades 49 ala, mis vastasid järgnevatele tingimustele: (1) raie toimus aastatel 2001–2002, (2) kõrvuti paiknesid samasse metsakasvukohatüüpi kuuluvad säilikpuuraiesmik ja keskealine mets ning (3) esines arukaske (*Betula pendula*) või harilikku haaba (edaspidi substraadina käsitlemisel: kask ja haab).



Joonis 1. Uurimisalade (49) paiknemine Laeva, Alatskivi, Kõpu ja Kabala metuskonnas.

Kuigi välitöödel külastati kõiki varem uuritud 49 ala, koguti lähtuvalt samblikuliikide esinemisest proove 46 alalt, sh 39 metsast ja 41 raiesmikult (st viiel alal leiti sobivaid proove vaid metsas ja seitsmel alal vaid raiesmikul). Kogutud materjal pärineb valdavalt naadi metsakasvukohatüübist (64%), enam esines veel jänesekapsa-mustika (20%) ja angervaksa (9%) ning vähem karusambla-mustika, jänesekapsa, sõnajala ja tarna kasvukohatüüpi kuuluvaid proovialasid (Lisa 1). Raiesmike keskmine pindala oli 2,9 ha (vahemikus 0,4–6,9 ha) ja neil oli keskmiselt 27 elusat säilikpuud (vahemikus 3–93 puud), mis olid valdavalt arukased (40%), harilikud haavad (18%) või harilikud saared (14%), teistest puuliikidest olid esindatud harilik pärn (*Tilia cordata*), harilik mänd (*Pinus sylvestris*), sanglepp (*Alnus glutinosa*), kuusk (*Picea abies*), harilik jalakas (*Ulmus glabra*), hall lepp (*Alnus incana*), remmelgas (*Salix* ssp. ), harilik tamm (*Quercus robur*) ja harilik vaher (*Acer platanoides*).

Käesoleva Lõhmuse ja kaasautorite (2006) tööd täiendava uurimuse planeerimisel lähtuti viidatud töö liiginimekirjadest, mille põhjal valiti välja samblikuliigid, mis esinesid kasel või haaval ning olid sagedased nii uuritavates metsas kui ka raiesmikel. Seejärel hinnati samblikuliikide tunnuste vastavust antud töös kasutatavate seisundi hindamise meetodite eeldustele ning juhinduti põhimõttest, et esindatud oleksid nii koorikja kui ka lehtja tallusetüübiga ning nii raietolerantsed kui ka -tundlikud samblikud (Lõhmus *et al.*, 2006 andmetel, sh raietundlikke samblikuliike vaid kolm). Seega kujunesid liikide valiku põhilisteks kriteeriumiteks 1) talluse sobivus fluorestsentsanalüüsi kasutamiseks (esineb ühtlast vähemalt 1 cm<sup>2</sup> suurust tallusepinda), 2) apoteetsiumite sage esinemine viljakuse hindamiseks, 3) tallusetüüp ning 4) raietundlikkus. Nende kriteeriumite alusel kaasati uurimusse algselt kümme liiki, millest vagu-lapiksambliku (*Parmelia sulcata*) kasutamisest loobuti välitööde käigus liigi oodatust madalama esinemise tõttu. Seega käsitleb töö üheksa samblikuliigi seisundi võrdlevat hindamist (Tabel 3).

2007. aasta aprillis koguti planeeritud metoodika testimiseks eelnevalt nimetatud samblikuliikide proove Laeva metskonnast. Eeluuringu tulemusena selgitati välja fluoromeetri täpne seadistus samblike klorofüllü fluorestsentsi analüüsimiseks ergastuse vastusgraafikute alusel, kinnitati sügavkülmutamise sobivust samblikuproovide säilitamiseks ja kontrolliti kasutatava fotoaparaadiga saadud samblikufotode piisavat teravust apoteetsiumite uurimiseks. Eeluuringu käigus kogutud andmeid käesolevas töös ei kasutata ja proove ei säilitatud.

Tabel 3. Uuritud samblikuliigid ja nende tallusetüüp, raietundlikkus, uuritud substraat proovialadel, fotobiont ja isendite seisundi hindamiseks kasutatud meetodid (FS – klorofüllü fluorestsentsi mõõtmine, AT – talluse anatoomiliste tunnuste mõõtmine mikroskoobi abil, VH – viljakushinnangute andmine).

Liik	Talluse- tüüp <sup>1</sup>	Raietund- likkus <sup>2</sup>	Substraat	Fotobiont <sup>1</sup>	Meetodid
<i>Buellia griseovirens</i> nuppsamblik	koorikjas	tolerantne	kask	kokoidne rohevetikas	FS, AT
<i>Cladonia digitata</i> sõrmjas porosamblik	lehtjas	tolerantne	kask	rohevetikas <i>Trebouxia</i>	FS, AT
<i>Hypogymnia physodes</i> harilik hallsamblik	lehtjas	tolerantne	kask	rohevetikas <i>Trebouxia</i>	FS, AT
<i>Lecanora allophana</i> lepa-liudsamblik	koorikjas	tundlik	haab	trebuksoidne rohevetikas	FS, AT, VH
<i>Lecanora pulicaris</i> sile liudsamblik	koorikjas	tolerantne	kask	trebuksoidne rohevetikas	FS, AT, VH
<i>Lepraria</i> spp. löövesamblikud	koorikjas	tolerantne	kask	kokoidne rohevetikas	FS
<i>Peltigera praetextata</i> jalami-kilpsamblik	lehtjas	tundlik	haab	tsüanobakter <i>Nostoc</i>	FS, AT
<i>Pertusaria amara</i> kibe jahusamblik	koorikjas	tolerantne	haab	rohevetikas <i>Trebouxia</i>	FS, AT
<i>Phlyctis argena</i> harilik jahusamblik	koorikjas	tolerantne	haab	kokoidne rohevetikas	FS, AT

<sup>1</sup> Randlane & Trass, 1994; Randlane & Saag, 2004

<sup>2</sup> Lõhmus *et al.*, 2006

## 2.2. Välitööd

Välitööd viidi põhiosas läbi 13.06–12.08.2007. Valimi suuruse analüüs augusti teisel poolel näitas aga, et liikide *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris* proove kogunes metsadest märgatavalt vähem kui raiesmikelt. Arvestades, et esimestena uuritud Laeva metskonnas võis liike märkamata jääda vähese leidmiskogemuse tõttu, vaadati septembri alguses teist korda

üle seitse sealset prooviala, kus esimesel külastamisel ei olnud metsast vähemalt ühe otsitava liigi isendeid kaasa korjatud. Metsapuude põhjalikumal ülevaatamisel koguti nende kahe liigi puuduvad proovid.

Samblikuproove koguti kindlalt puuliigilt (kaselt või haavalt; Tabel 3) lähtuvalt sellest, mis oli varasema uurimuse andmetel samblikuliigi sagedasem substraat proovialadel. Eesmärgiks oli saada ühelt proovialalt analüüsiks sama liigi eksemplare kahelt säilik- ja kahelt metsapuult. Proovide leidmiseks vaadati üle kõik raiesmiku keskosas paiknevad säilikpuud. Metsas otsiti liiki vähemalt viielt tüvelt; sh ka Lõhmuse ja kaasautorite (2006) töös analüüsitud puudelt, mis olid looduses kordusanalüüsi jaoks märgistatud. Andmete ühtluse tagamiseks koguti samblikke ainult tüve põhjaküljelt, sest puu lõunaküljel on tingimused üldiselt karmimad ja seega just seisundist tüve põhjaküljel sõltub liikide säilimine (Hazell & Gustafsson, 1999; Gauslaa *et al.*, 2001; Hedenås & Hedström, 2007).

Samblikuliigile anti kõigepealt vitaalsushinnang tüvel kuni 2 m kõrguseni neljaastmelise skaala alusel, kus (0) tähistab kahjustuste puudumist, (1) väheseid nähtavaid värvimuutusi, (2) värvimuutusi suurte laikudena ja (3) ulatuslikku talluse pleekumist ja surnud talluseosade esinemist (Lõhmus *et al.* 2006). Seejärel leiti ja korjati kaasa laboris analüüsimiseks sobiv isend (eelistatult tüve rinnaskõrgusele lähimal kõrgusel) ja pandi kirja proovi asukoht (kõrgus jalamist; ei mõõdetud ainult jalamilt kogutud liikidel *Cladonia digitata* ja *Peltigera praetextata*), puu rinnasümbermõõt ja puukoore krobedus (tallusega külgnevate koorepragude hinnanguline keskmine sügavus millimeetrites). Viimane lähtus vaatlusest, et samblikud on säilikkaabadel üldiselt vähem kahjustunud kui säilikkaskedel, mis võib olla tingitud haabade krobedamast, varju pakkuvast korbast (Lõhmus *et al.* 2006).

## **2.3. Laborianalüüsid**

### **2.3.1. Samblike määramine**

Välitingimustes kontrolliti kõigi liikide. määranguid nende tunnuseid 10x luubiga vaadeldes või tehti värvusteste KOH 10% lahusega (liikidel *Phlyctis argena*, *Buellia griseovirens* ja *Lepraria* ssp.). Kaasa kogutud perekonna *Lepraria* samblikuproovidel määrati fluorestsentsanalüüside järel õhukese kihi kromatograafia meetodil (TLC) sekundaarseid samblikuaineid (Orange *et al.*, 2001). Saadud tulemuste ja talluse morfoloogiliste tunnuste

alusel määrati kogutud proovid viieks liigiks: *Lepraria eburnea* (1), *L. elobata* (8), jahu-löövesamblik (*L. incana*; 8), *L. jackii* (33) ja *L. lobificans* (3 proovi). Osa kogutud perekonna *Lepraria* proovidest säilitatakse Tartu Ülikooli Loodusmuuseumi samblike herbaariumis (TU). Selgus, et vähesel määral oli ekslikult kaasa kogutud ka perekonnaga *Lepraria* sarnase välimusega liike *Loxospora elatina* ja *Lecidea nylanderi*, neid viit proovi edasisse andmeanalüüsi ei kaasatud. Kuna ülejäänud proovides oli isegi sagedaseima liigi *Lepraria jackii* esindatus iseseisvaks andmeanalüüsiks liiga madal, kaasati statistilistesse testidesse kõik proovid, käsitledes neid perekonna tasemel.

### 2.3.2. Klorofüllü fluorestsentsi analüüsid

Samblike klorofüllü fluorestsentsi mõõdeti välitööde järel laboris. Proovide säilitamiseks analüüsimiseni kasutati standardset õhukuivas olekus külmutamise meetodit: esmalt kuivatati proove siseruumides otsese päikesevalguse eest varjatuna 24 tundi ja seejärel säilitati temperatuuril  $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Calatayud *et al.*, 1996; Gauslaa *et al.*, 1996). Samblike aktiveerimist klorofüllü fluorestsentsi mõõtmiseks alustati kolm kuud pärast välitööde algust. Selleks hoiti proove destilleeritud veega niisutatuna kaks ööpäeva pimeduses toatemperatuuril (vahemikus  $18\text{--}22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) vastavalt standardsele meetodile (Jensen, 2002; Manrique *et al.*, 1993). Niisutamine toimus perioodiliselt: esimest korda pihustati samblikuproove veega nende tõstmisel toatemperatuurile, teist korda 26 tundi hiljem ja vajadusel ka kolmandat korda vahetult enne mõõtmist, 48 tundi pärast aktiveerimise algust. Kolmas niisutamine oli vajalik eelkõige koos substraaditükiga kaasa korjatud pisisamblikele, sest suur osa veest imendus puukoorde. Pideva niisutatuse tagamiseks hoiti iga samblikuproov aktiveerimise vältel eraldi sulguriga kilekotis. Vahetult enne mõõtmist eemaldati filterpaberiga talluse pinnalt veetilgad, vältimaks fotosünteesinäitajate halvenemist liigse veesisalduse tõttu (Jensen & Kricke, 2002). Seejärel, kasutades fluoromeetrit PAM-2000 (ingl k *Pulse Amplitude Modulated Fluorometer*), mõõdeti proovidel klorofüllü fluorestsentsi näitaja  $F_v/F_m^1$ , mis väljendab II fotosüsteemi maksimaalset efektiivsust pimeadapteeritud proovides.  $F_v/F_m$  sobib varase stressi märkamiseks, sest näitaja väärtused langevad keskkonnatingimuste halvenedes, sh siis, kui klorofüllü hulk samblikus ei ole vähenenud (Gauslaa *et al.*, 1996).

---

<sup>1</sup>  $F_m$  – maksimaalne fluorestsentsi saagis, leitakse pimeadapteeritud proovi hetkeliselt valgusega ergastades;  $F_v = F_m - F_o$ , kus  $F_o$  on fluorestsentsi emissiooni saagis madalas foonvalguses, kui kõik II fotosüsteemi tsentrid on avatud (Jensen, 2002)

Klorofüllü fluorestsentsi mõõtmisel kasutati aparadi piirangute tõttu küllastava valguse kestust 0,8 sekundit ja ergastava valguse intensiivsust 1681  $\mu\text{mol footoneid/m}^2\text{s}$ , samas kui juhendites soovitatakse samblike uurimisel kasutada kestust 1 sekund ja ergastava valguse intensiivsust 2000–4000  $\mu\text{mol footoneid/m}^2\text{s}$  (Jensen, 2002, Jensen & Kricke, 2002). Anomaalseid tulemusi, mille korral võinuks arvata, et uuritud isendid olid surnud (so  $F_v/F_m < 0,1$ ; Jensen & Kricke, 2002), ei olnud. Müra vähendamiseks mõõdeti klorofüllü fluorestsentsi võimalusel talluse siledamates osades, liikidel *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris* langes mõõtmispunkt kokku prooviruudu asukohaga viljakushinnangute andmisel.

### 2.3.3. Anatoomiliste tunnuste mõõtmine

Samblikuproovide seisundit peegeldavaid anatoomilisi tunnuseid (vetikarakukihtide arvu, talluse, koor- ja vetikakihi paksust, vetikakihi ning vetika-seene osakaalu) uuriti talluse ristlõikudelt. Lehtjatel samblikel valiti mikroskopeerimiseks igast proovist kolm pikemat hõlma (Bjerke *et al.*, 2003) ning stereomikroskoobi all eraldati žiletiga hõlma tipust 1 mm kauguselt 1 mm laiune lõik, so uuriti talluse tipust 1–2 mm kaugusel oleva talluseosa anatoomilisi näitajaid (Hyvärinen, 1992; Schofield *et al.*, 2003; Sonesson *et al.*, 2007). Seevastu koorikjatel samblikel algas vetikakiht enamasti alles umbes 1,5 mm kaugusel talluseservast – seega tuli kasutada erinevat kaugust. Samas pisisamblike talluse mõõtmist käsitlevaid töid, millele meetodika valikul tugineda, on suhteliselt vähe (nt Seaward, 1976). Seetõttu uuriti pisisamblikel suursamblikele analoogiliselt võimalikult noort, kuid siiski väljaarenenud vetikakihiiga piirkonda, eraldades kolmes punktis servast 2 mm kaugusel asuva 1 mm laiuse talluseosa koos substraadiga. Arvestades, et lehtjad samblikud kasvavad keskmiselt 0,5–4 (erandina perekonna *Peltigera* liigid kuni 27) ja koorikjad 0,5–2 millimeetrit aastas (Nash, 1996), oli servast 1–3 mm kaugusel paiknev talluseosa kõigil uurimuses kasutatud samblikuliikidel arenenud viimase kolme aasta vältel, kui raie aastatel 2001–2002 oli möödunud vähemalt kaks aastat.

Eraldatud tallusetüki keskosa viilutati seejärel (talluseservaga ristipidiselt) külmutusmikrotoomiga umbes 70 lõiguks (Larcher & Vareschi, 1988; Sonesson *et al.*, 2007). Varasemates uurimustes on tunnuseid mõõdetud nii 4–5  $\mu\text{m}$  (Larcher & Vareschi, 1988; Schofield *et al.*, 2003) kui ka 10–18  $\mu\text{m}$  paksustelt talluselõikudelt (Estrabou *et al.*, 2004; Sonesson *et al.*, 2007), ent käesolevas töös kasutati 20  $\mu\text{m}$  paksusi lõike. Selline väärtus leiti

katsetamise teel kui optimaalne paksus, mille korral purunenud lõikude arv oli suhteliselt väike ja samas vetikakiht hästi nähtav. Lõigud asetati alusklaasile destilleeritud vee tilka ja kaeti õrnalt katteklaasiga, sest surve tõttu võinuks tallusekihtide paksus muutuda (Bjerke *et al.*, 2003). Iga hõlma kohta uuriti mõõteskaalaga valgusmikroskoobiga kolme lõigu anatoomilisi näitajaid 40-, 60- ja 120-kordsetel suurendustel vastavalt liigiomasele talluse paksusele. Andmeanalüüsis kasutati (kokkuvõttes iga isendi kohta üheksa lõigu) keskmisi väärtusi mikromeetrites (Holopainen & Kauppi, 1989; Bjerke *et al.*, 2003). Meetodi ajakulukuse tõttu mõõdeti sama ala metsa või raiesmiku kordusproovidest vaid üht. Proovi väljavalimisel juhinduti sellest, et paarilised metsa ja raiesmiku proovid oleksid korjatud lähedaselt tüve kõrguselt.

Igal lõigul mõõdeti kolme põhilist anatoomilist näitajat: talluse, ülemise koorkihi ja vetikakihi paksust (Larcher & Vareschi, 1988; Hyvärinen, 1992; Bennett, 2002; Bjerke *et al.*, 2003; Sonesson *et al.*, 2007). Lisaks vetikakihi paksuse mõõtmisele loeti võrdluseks analoogse, kuid lihtsama meetodina kokku ka teineteise all paiknevad vetikarakukihid (Holopainen, 1984; Bennett, 2002). Talluse ja vetikakihi absoluutsetest paksustest arvutati omakorda kaks suhtelist anatoomilist näitajat: vetikakihi ja vetika-seene osakaal talluses. Vetikakihi osakaal (vetikakihi paksus jagatuna talluse kogupaksusega) on tõestatud hea tundlikkuse näitajana liigil *Parmelia sulcata* (Bennett, 2002). Vetika-seene osakaalu talluses (vetikakihi paksus jagatuna ülejäänud kihtide kogupaksusega) peetakse ökoloogiliselt oluliseks näitajaks, sest see väljendab auto- ja heterotroofsuse määra sümbioosis (Larcher & Vareschi, 1988).

Kõigil liikidel ei saanud talluse anatoomilisi tunnuseid üheselt mõõta. Nt liigil *Hypogymnia physodes* on noored tallusetipud puhetunud ja südamikukihist rebenenud (Randlane & Trass, 1994; Lisa 2; Lisa 3c), mistõttu mõõdeti talluse paksust ülemise koorkihi algusest talluse rebenemiskohani. Kuna koorikjatel samblikel jäävad seenehüüfid osaliselt substraadi sisse, mõõdeti talluse kogupaksuse asemel vahemaa ülemisest koorkihist puidurakkudeni (Lisa 3). Teistest uuritud liikidest erinevalt puudub liigil *Peltigera praetextata* (nagu teistelgi vastava perekonna liikidel) alumine koorkiht (Büdel & Scheidegger, 1996). Selge piiri puudumine aga raskendas talluse paksuse täpset mõõtmist (Lisa 3a). Mõneti erines vetikakihi paksuse mõõtmine ka koorikja ja lehtja tallusega liikidel. Nimelt koorikjatel samblikel pidev vetikakiht puudub, vetikarakud esinevad gruppidenä (Lisa 3; varem kirjeldatud harilikul roosasamblikul (*Baeomyces roseus*) – Jahns & Smittenberg, 1970). Seetõttu tuli pisisamblikel mõõta vetikakihi paksuse asemel vetikarakkude gruppide paksust. Lehtjatest samblikest



kõikus liigil *Cladonia digitata* anatoomilise eripärana vetikakihi kõrgus talluses ja seega sõltus koorkihi paksuse väärtus teiste liikidega võrreldes suhteliselt palju mõõtepunkti (Lisa 3b).

#### 2.3.4. Viljakushinnangud

Viljakushinnangute andmiseks pildistati kogumise järel kuivanud olekus samblikke *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris*, mida eelneva uurimuse tulemusena peeti vastavalt raietundlikuks ja raiet taluvaks liigiks (Tabel 3). Viljakushinnangute andmise meetodi on koostanud käesoleva uurimistöö autor, tuginedes kirjandusallikatele, kus viljakuse hindamiseks mõõdeti apoteetsiumite ja soraalide pindala kogu talluse ulatuses fotodelt (Pentecost & Rose, 1985; Bjerke *et al.*, 2003; Jackson *et al.*, 2006) või hinnati 25 mm<sup>2</sup> prooviruudul visuaalselt (Estrabou *et al.*, 2004). Kuna kord tekkinud apoteetsiumid püsivad tallusel terve talluse eluea, väljendab nende ohtrus sambliku seenkomponendi panust sugulisse paljunemisse (Pringle *et al.*, 2003). Muuhulgas on apoteetsiumite loendamise kõrval sisukas ka nende pindala mõõtmine, sest samblike askoomid<sup>2</sup> kasvavad ja vabastavad eoseid aastaid (Seymour *et al.*, 2005). Nt harilikul korpsamblikul (*Xanthoria parietina*) kasvavad apoteetsiumid vähemalt 12–18 kuud, kuid neis sisalduvad eosed arenevad välja juba enne viljakeha kasvu pidurdumist (Pentecost & Rose, 1985).

Viljakuse analüüsimiseks käesolevas töös ühendati eelnevalt kirjeldatud viljakehade kogupindala täppisanalüüs ja visuaalne hindamine prooviruudul – mõõdeti apoteetsiumite suhteline kogupindala prooviruudul fotodelt. See meetod on visuaalsest hindamisest täpsem ja kuna mitmel samblikuliigil on kinnitatud, et apoteetsiumite hulk sõltub talluse suurusest (Ramstad & Hestmark, 2001; Pringle *et al.*, 2003; Gregersen *et al.*, 2006), võimaldab samas paremini võrrelda erinevate talluse mõõtmega isendeid. Viljakushinnangute andmiseks käesolevas töös märgiti tallusele 1 × 1 cm prooviruut, mis kaasas hinnanguliselt piisaval hulgal viljakehi minimaalse prooviruudu küljepikkuse juures. Seevastu suurem prooviruut võinuks kujuneda takistuseks sobivate isendite leidmisel looduses, sest töö metoodika seadis piirangud puuliikide ja tüve külje osas. Kui tallusel oli prooviruudu paigutamiseks mitu võimalust, asetati prooviruut klorofüllü fluorestsentsi analüüsimiseks sobivaimasse piirkonda ehk siledamale osale sambliku keskel ja tehti tallusele märke, tagamaks klorofüllü

---

<sup>2</sup> Askoom e askokarp – kottseente viljakeha, milles sugulise paljunemise tulemusena tekivad eoskotid haploidsete kotteostega (Randlane & Saag, 2004).

fluorestsentsi mõõtmine samas punktis. Prooviruudu kinnitamise järel pildistati tallust fotokaameraga (Canon PowerShot A640) makrorežiimis ning saadud fotosid analüüsiti Adobe pilditöötluspaketiga Photoshop 7.0. Esmalt viidi apoteetsiumite kujutised ühte infokihti ja seejärel leiti apoteetsiumite suhteline pindala (eoslavade kogupindala jagatuna prooviruudu pindalaga), kasutades funktsiooni Histogram (Lisa 4). Pindala mõõtmisest jäeti välja pigmenteerumata ja äärmiselt moondunud kujuga, tõenäoliselt vananenud apoteetsiumid, sest neil ei olnud võimalik eristada epiteetsiumi<sup>3</sup> ja talluseserva piiri.

Proovide kogumisel täheldati viljakehade värvuse suurt varieerumist, mis mõjutas tõenäoliselt ka visuaalseid vitaalsushinnanguid (kahvatute apoteetsiumite kui pleekunud talluseosade esinemine loeti kahjustuseks). Seetõttu hinnati autori loodud meetodi alusel ka seda tunnust: fotodel eristati tumeda epiteetsiumiga apoteetsiumid heledamatest või laiguti kahvatunutest ning arvutati tumedate apoteetsiumite osakaal prooviruudul (tumedate apoteetsiumite hulk jagatuna apoteetsiumite koguarvuga).

Selgitamaks, kas apoteetsiumite värvus osutab nende seisundile, uuriti 120 viljakeha (kaasates 64% perekonna *Lecanora* esindajate proovidest) ristlõike valgusmikroskoobiga. Selgus, et oletatavasti vananenud, pigmenteerumata apoteetsiumid oli õige pindala analüüsist välja jätta. Nimelt olid sellised viljakehad reproduktiivselt mittefunktsionaalsed: ükski uuritust ei sisaldanud hümeeniumi<sup>4</sup> ja vetikakiht oli talluse ülapinnale lähemal kui ülejäänud viljakehades (Lisa 5; Lisa 6). Sarnaselt on viljakehade roosa värvi kadumist ja hümeeniumi hävimist täheldatud liigi *Baeomyces roseus* apoteetsiumite vananemisel (Jahns & Smittenberg, 1970). Seevastu uuritud heledama ja tumedama epiteetsiumiga viljakehade anatoomias puudus selge visuaalne erinevus – mõlemat tüüpi apoteetsiumid olid normaalse ehitusega (Lisa 5; Lisa 6).

---

<sup>3</sup> Epiteetsium – parafüüside ehk eoscottidevaheliste seeneniitide tippudest moodustunud eoscotte kattev, sageli värvunud kiht hümeeniumi ehk eoslava pinnal (Randlane & Saag, 2004).

<sup>4</sup> Hümeenium e oslava – eoscandadest või eoscottidest ja nende vahel paiknevatest steriilsetest seeneniitidest koosnev kiht viljakehal (Randlane & Saag, 2004).

## 2.4. Andmeanalüüs

Kogutud andmestikus esines lünki, mis tulenesid samblikuliikide ebaühtlasest esinemissagedusest ja raskendasid kavandatud paarilist andmestikku eeldavaid analüüse. Liike ei esinenud kas samal alal nii metsas kui ka raiesmikul või ei kogunenud proove soovitud kahes korduses töötuse (metsa või raiesmiku) kohta ühe ala piires. Samuti varieerus liigiti valimi suurus, eriti harva esines liike *Peltigera praetextata* ja *Pertusaria amara* (Lisa 7). Need probleemid lahendati eri moel sõltuvalt analüüsist (täpsemalt vt järgnevad peatükid).

Kõikide analüüsitavate tunnuste normaaljaotusi kontrolliti Shapiro-Wilki testiga. Kui jaotus oli visuaalselt normaaljaotusele lähedane ja sümmeetriline ning valim suur, loeti t-testide jaoks piisavaks ka statistiline olulisus  $0,05 > p > 0,01$ . Normaaljaotusele vastamiseks kasutati algsete väärtuste asemel apoteetsiumite suhtelise pindala ja diameetri kümnendlogaritmi ning kõrguse väärtused võeti ruutu. Andmeid analüüsiti tarkvarapaketi Statistica 7.0.

### 2.4.1. Töötuse mõju samblike seisundile

Peamise eesmärgina testiti nullhüpoteesi, et sama liiki samblike seisundinäitajate väärtused ei erine töötusesti, so metsas ja raiesmikul. Kui proove ei saadud samal alal nii metsast kui ka raiesmikult, loodi vastavad vaatluspaarid lähimate sama metskonna alade töötuse vahel (kaugus keskmiselt 5,7 km). Samalt alalt ühe töötuse piires kordustes korjatud proovidel kasutati paarilises analüüsis pseudoreplikatsiooni ja vabadusastmete ülehindamise vältimiseks fotosünteesinäitaja  $F_v/F_m$ , apoteetsiumite suhtelise pindala ja tumedate apoteetsiumite osakaalu keskmist väärtust.

Töötuse mõju analüüsiti üldiste lineaarsete mudelitega (GLM). Paarilise sõltuva tunnuse (korduvmõõtmisena) kaasati mudelisse seisundinäitaja väärtused metsas ja raiesmikul. Sõltumatuks kategooriliseks tunnuseks oli samblikuliik ning liigiti erinevate raiemõjude tuvastamiseks lisati mudelisse töötuse-samblikuliigi koosmõju. Et eristada võimalikku puuliigi mõju samblikuliigi mõjust, analüüsiti kasel ja haaval uuritud samblikuliike eraldi (Tabel 3), va apoteetsiumite tunnuste korral, mida mõõdetigi vaid kahel samblikuliigil. Liigisisest töötuse mõju võrreldi *post hoc* Tukey HSD testiga. Testi konservatiivsuse tõttu (arvestab kõikvõimalikke samblikuliigi ja töötuse paare, kuigi sisukas on ainult liigisisene töötustevaheline erinevus) loeti statistiliselt oluliseks erinevused, mille puhul  $p < 0,1$ .

Enne töötluste mõju analüüsi kontrolliti paarilise t-testiga võimalust, et metsa ja raiesmiku vahel erinevad oluliselt uuritud puude tunnused. Proovivõtu kõrguse ruudu ( $t=-1,8$ ;  $df=92$ ;  $p=0,083$ ) ja koore krobeduse ( $t=-0,9$ ;  $df=105$ ;  $p=0,363$ ) erinevused metsa ja raiesmiku vahel olid ebaolulised. Ainus oluline erinevus leiti puu rinnasdiameetris, mis oli säilikpuudel (keskmiselt  $41\pm14$  cm) oluliselt suurem kui metsapuudel (vahe keskmiselt  $9\pm12$  cm, so 28% võrreldes metsapuudega; logaritmitud väärtuste paariline t-test:  $t=-8,1$ ;  $df=105$ ;  $p<0,001$ ). Seetõttu lisati igale vaatluspaarile lineaarsesse mudelisse kovariaadiks puude keskmiste rinnasdiameetrite vahe (logaritmitud kujul). Kuna kovariaadi ja töötluste koosmõju jäi kõigis GLM mudelites kõigi seisundinäitajate korral ebaoluliseks ( $p>0,1$ ), siis lõplikesse mudelitesse diameetrite vahet enam ei kaasatud.

#### **2.4.2. Samblikuliikide raietundlikkus**

Samblikuliikide raietundlikkuse võrdlemisel arvutati igal liigil eraldi seisundinäitajate suhteline muutus metsa-raiesmiku paari sees (absoluutväärtus raiesmikul lahutati väärtusest metsas ja vahe jagati väärtusega metsas). Saadud suhtelisi seisundimuutusi analüüsiti üldiste lineaarsete mudelitega sõltuva tunnuseks, kategooriliseks tunnuseks oli samblikuliik. Samblikuliigi mõju olulisuse korral kasutati *post hoc* Tukey testi, et leida omavahel oluliselt ( $p<0,05$ ) erinevad samblikuliigid. Uurimaks, kas eelnevalt tundlikuks või tolerantseks peetud liigid erinevad oma tundlikkuse poolest, kasutati töötluste mõju *post hoc* uurimise tulemusi ja võrreldi oluliste ja ebaoluliste Tukey testide arvu mõlemas rühmas  $\chi^2$ -testiga.

#### **2.4.3. Seosed tunnuste vahel ja seisundi hindamise meetodite efektiivsus**

Lähtudes kahest eesmärgist, uuriti seoseid (1) puu tunnuste (diameeter, proovivõtu kõrgus, koore krobedus) ja seisundinäitajate vahel ning (2) eri seisundinäitajate vahel. Erinevalt töötluste mõju analüüsides ei kasutatud samalt alalt korjatud kordusproovide tunnuste keskmisi. Analüüsi kaasati pseudoreplikatsiooni vältimiseks sama ala kordusproovidest esmajoones need, millel oli mõõdetud enam tunnuseid. Kui esimese kriteeriumi poolest olid proovid võrdsed, kaasati analüüsi esimesena kogutu.

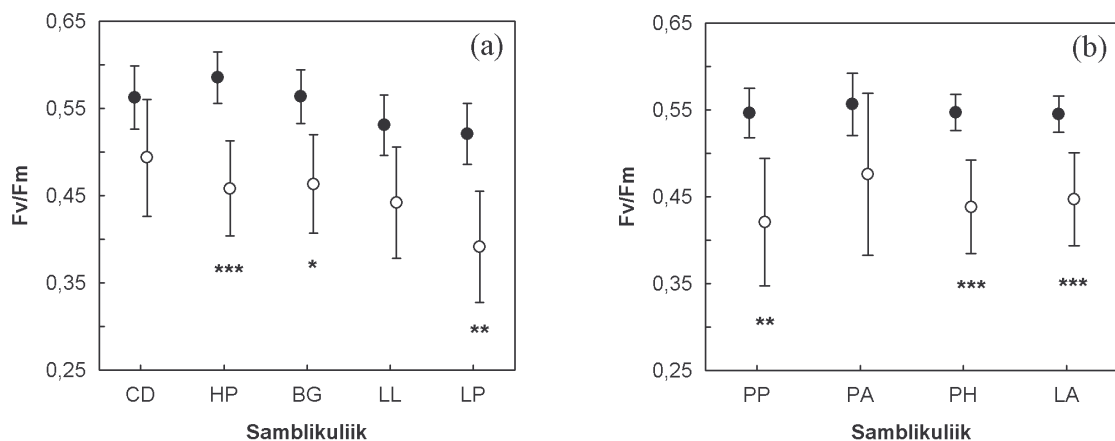
Puu tunnuste ja samblike seisundinäitajate ning viimaste omavahelisi seoseid uuriti valdavalt üldiste lineaarsete mudelitega. Sõltuva tunnuseks kaasaeti mudelisse seisundinäitaja väärtused, kovariaadina puu tunnused või teine seisundinäitaja ja sõltumatuks kategooriliseks tunnuseks oli samblikuliik. Sh seisundinäitajate vaheliste seoste uurimisel oli sõltuvaks *post hoc* Tukey testides suuremal osal liikidel olulisi tööstustevahelisi erinevusi näidanud tunnus. Mitte-normaaljaotusega tunnuseid (krobedus ja vitaalsushinnang) kaasavates analüüsides kasutati mitteparameetrilist Spearmani korrelatsiooni ja seose suuna väljendamiseks leiti vastav korrelatsioonikordaja. Analüüsid tehti metsade, raiesmike ja samblikuliikide kohta eraldi, mistõttu ühe tööstuse ja puuliigi piires saadi kuni viis samaväärset analüüsi. Tulemuste tõlgendamisel arvestati, et usaldusnivool  $p=0,05$  tuleb keskmiselt 5% testidest juhuslikult oluliseks, ega loetud üksikutes kombinatsioonides ja üksikutel liikidel oluliseks tulnud seoseid üldisteks trendideks.

Lisaks seisundinäitajate vaheliste seoste uurimisele analüüsiti kasutatud seisundi hindamise meetodite efektiivsust eelnevate analüüside alusel. Efektiivsemateks loeti meetodid, millele vastavad tunnused olid tundlikumad, so rohkematel samblikuliikidel oli tööstuse mõju *post hoc* Tukey testis oluline.

### 3. TULEMUSED

#### 3.1. Töötluste mõju samblike seisundile

Samblike fotosünteesi efektiivsuse näitaja  $F_v/F_m$  oli nii kasel kui ka haaval uuritud samblikel raiesmikul üldiselt oluliselt madalam (Tabel 4; Joonis 2), kuigi liikidel *Cladonia digitata*, *Lepraria* ssp. ja *Pertusaria amara* oli erinevus statistiliselt ebaoluline (Joonis 2; Lisa 7). Peale selle oli kõigi liikide puhul näitaja  $F_v/F_m$  varieeruvus säilikpuudel võrreldes metsapuudega suurem (Joonis 2; Lisa 7).



Joonis 2. Fotosünteesi efektiivsuse näitaja  $F_v/F_m$  keskmised väärtused ( $\pm$  95% usalduspiirid) metsas (●) ja raiesmikul (○), kasel (a) ja haaval (b) uuritud samblikuliikidel. Tähistatud on olulised liigisisese erinevused:  $p < 0,01$  (\*\*\*),  $0,05 > p > 0,01$  (\*\*) ja  $0,1 > p > 0,05$  (\*). Samblikuliikide lühendid: CD – *Cladonia digitata*; HP – *Hypogymnia physodes*; BG – *Buellia griseovirens*; LL – *Lepraria* ssp.; LP – *Lecanora pulicaris*; PP – *Peltigera praetextata*; PA – *Pertusaria amara*; PH – *Phlyctis argena*; LA – *Lecanora allophana*. Valimite suurused vt Lisa 7.

Tabel 4. Töötuse mõju kasel ja haaval uuritud samblikuliikidele erinevate seisundinäitajate korral (statistiliselt olulised testid paksus kirjas).

Tunnus ja mõju	Kask		Haab	
	F <sub>(df,df)</sub>	p	F <sub>(df,df)</sub>	p
<b>F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub></b>				
töötlus	47,0 <sub>(1,56)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	41,7 <sub>(1,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
samblikuliik	2,6 <sub>(4,56)</sub>	<b>0,047</b>	0,3 <sub>(3,39)</sub>	0,827
töötlus*samblikuliik	0,6 <sub>(4,56)</sub>	0,691	0,3 <sub>(3,39)</sub>	0,846
<b>Talluse paksus</b>				
töötlus	44,2 <sub>(1,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	11,2 <sub>(1,39)</sub>	<b>0,002</b>
samblikuliik	220,7 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	216,5 <sub>(3,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	9,6 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	0,8 <sub>(3,39)</sub>	0,493
<b>Vetikarakukihtide arv</b>				
töötlus	14,2 <sub>(1,43)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	18,8 <sub>(1,38)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
samblikuliik	23,4 <sub>(3,43)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	7,0 <sub>(3,38)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	6,2 <sub>(3,43)</sub>	<b>0,001</b>	1,9 <sub>(3,38)</sub>	0,151
<b>Vetikakihi paksus</b>				
töötlus	15,1 <sub>(1,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	14,2 <sub>(1,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
samblikuliik	43,1 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	28,7 <sub>(3,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	3,7 <sub>(3,45)</sub>	<b>0,018</b>	0,1 <sub>(3,39)</sub>	0,939
<b>Koorkihi paksus</b>				
töötlus	16,8 <sub>(1,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	36,7 <sub>(1,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
samblikuliik	244,7 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	127,4 <sub>(3,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	5,3 <sub>(3,45)</sub>	<b>0,003</b>	1,6 <sub>(3,39)</sub>	0,217
<b>Vetikakihi osakaal talluses</b>				
töötlus	1,4 <sub>(1,45)</sub>	0,248	<0,1 <sub>(1,39)</sub>	0,998
samblikuliik	461,6 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	46,2 <sub>(3,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	2,5 <sub>(3,45)</sub>	0,072	0,6 <sub>(3,39)</sub>	0,531
<b>Vetika-seene osakaal talluses</b>				
töötlus	0,8 <sub>(1,45)</sub>	0,366	<0,1 <sub>(1,39)</sub>	0,934
samblikuliik	146,6 <sub>(3,45)</sub>	<b>&lt;0,001</b>	30,7 <sub>(3,39)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
töötlus*samblikuliik	0,3 <sub>(3,45)</sub>	0,849	0,5 <sub>(3,39)</sub>	0,675

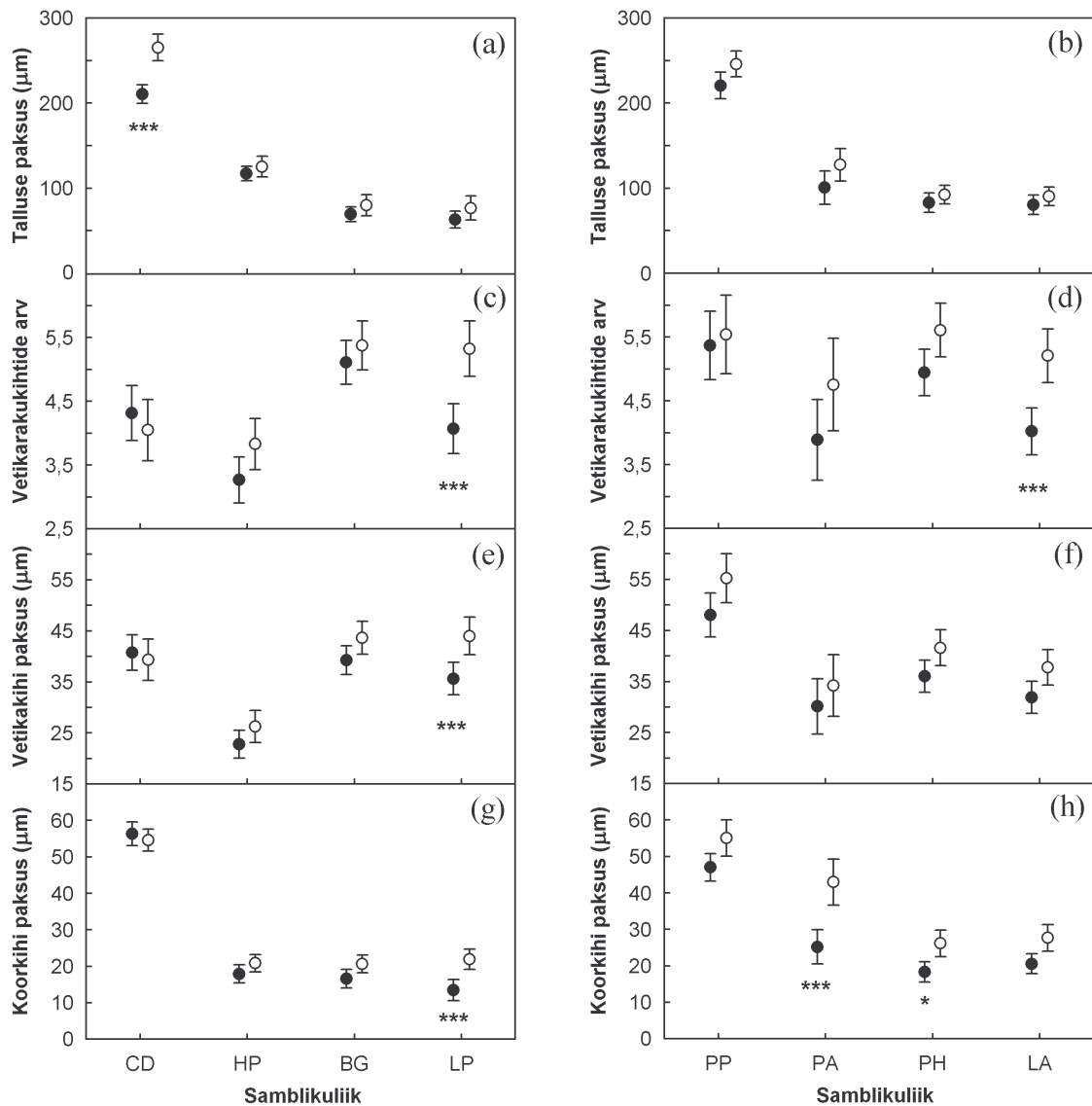
Anatoomilistest tunnustest oli säilikpuude samblikel nii kasel kui ka haaval enam vetikarakukihte ning paksem tallus ja talluseosad võrreldes metsapuudega (vt ka Lisa 8). Samas vetikakihi osakaal ja vetika-seene osakaal talluses ei erinenud metsa- ja raiesmikusamblike vahel oluliselt ning erinevused ei olnud liikide vahel samasugused (Tabel 4; Lisa 7). Läbivalt oli kõikide anatoomiliste tunnuste puhul mudelis oluline samblikuliigi mõju (Tabel 4). Tukey testid ei tuvastanud töötluste mõju ühegi anatoomilise tunnuse puhul vaid liikidel *Hypogymnia physodes*, *Buellia griseovirens* ja *Peltigera praetextata* (Joonis 3; Lisa 7). Tallus oli säilikpuudel oluliselt paksem liigil *Cladonia digitata* (Joonis 3a–b; Lisa 7). Vetikakiht sisaldas raiesmikel oluliselt rohkem rakke mõlemal perekonna *Lecanora* esindajal, kuid vetikakihi paksus erines oluliselt ainult liigil *L. pulicaris* (Joonis 3c–f; Lisa 7). Koorkiht oli säilikpuudel oluliselt paksem kolmel pisisambliku liigil *Lecanora pulicaris*, *Pertusaria amara* ja *Phlyctis argena* (Joonis 3g–h; Lisa 7).

Nii apoteetsiumite suhteline (logaritmitud) kogupindala kui ka tumedate apoteetsiumite osakaal olid säilikpuudel oluliselt suuremad (Tabel 5; Joonis 4; vt ka Lisa 9), sh Tukey testide alusel erinesid liigil *Lecanora allophana* töötluste vahel oluliselt mõlemad tunnused, kuid liigil *L. pulicaris* vaid tumedate apoteetsiumite osakaal (Joonis 4; Lisa 7).

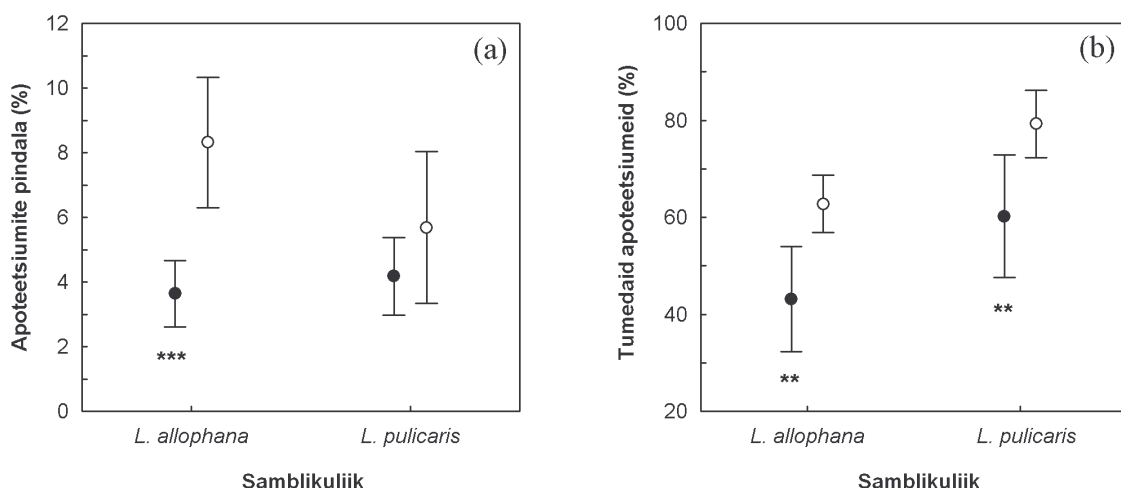
Tabel 5. Töötluste mõju liikide *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris* apoteetsiumite logaritmitud suhtelisele pindalale ja tumedate apoteetsiumite osakaalule (statistiliselt olulised testid paksus kirjas).

Tunnus ja mõju	F <sub>(df,df)</sub>	p
Apoteetsiumite logaritmitud suhteline pindala		
töötlus	12,5 <sub>(1,24)</sub>	<b>0,002</b>
samblikuliik	0,1 <sub>(1,24)</sub>	0,734
töötlus*samblikuliik	3,1 <sub>(1,24)</sub>	0,090
Tumedate apoteetsiumite osakaal		
töötlus	18,8 <sub>(1,24)</sub>	<b>&lt;0,001</b>
samblikuliik	12,6 <sub>(1,24)</sub>	<b>0,002</b>
töötlus*samblikuliik	<0,1 <sub>(1,24)</sub>	0,953





Joonis 3. Talluse paksuse (a; b), vetikarakukihtide arvu (c; d), vetika- (e; f) ja koorkihi paksuse (g; h) keskmised väärtused ( $\pm$  95% usalduspiirid) metsas (●) ja raiesmikul (○) kasel (vasakul) ja haaval (paremal) uuritud samblikuliikidel. Tähistatud on olulised liigisisised erinevused:  $p < 0,01$  (\*\*\*),  $0,05 > p > 0,01$  (\*\*) ja  $0,1 > p > 0,05$  (\*). Samblikuliikide lühendid: CD – *Cladonia digitata*; HP – *Hypogymnia physodes*; BG – *Buellia griseovirens*; LP – *Lecanora pulicaris*; PP – *Peltigera praetextata*; PA – *Pertusaria amara*; PH – *Phlyctis argena*; LA – *Lecanora allophana*. Valimite suurused vt Lisa 7.



Joonis 4. Apoteetsiumite suhtelise pindala (a) ja tumedate apoteetsiumite osakaalu (b) keskmised väärtused ( $\pm$  95% usalduspiirid) metsas (●) ja raiesmikul (○) samblikuliikidel *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris*. Tähistatud on statistiliselt olulised erinevused (sh testis kasutati apoteetsiumite suhtelise pindala kümnendlogaritmi):  $p < 0,01$  (\*\*\*) ja  $0,05 > p > 0,01$  (\*\*). Valimite suurused vt Lisa 7.

### 3.2. Samblikuliikide raietundlikkus

Töötuse mõju testide alusel võrreldi eeldatavalt tundlikke (*Peltigera praetextata* ja *Lecanora allophana*) ja tolerantseid samblikuliike (ülejäänud seitse liiki; Tabel 3). Tundlikel samblikuliikidel olid 31% töötuse mõju Tukey testidest olulised, tolerantsetel aga 24% (Lisa 7), kuid need erinevused kahe samblikurühma vahel ei olnud statistiliselt olulised ( $\chi^2=0,28$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0,60$ ).

Suhteline seisundimuutus ei erinenud liigiti oluliselt fotosünteesi efektiivsuse näitaja  $F_v/F_m$  ( $F_{8,95}=0,5$ ;  $p=0,89$ ) ja apoteetsiumite tunnuste korral (apoteetsiumite suhteline pindala:  $F_{1,24}=3,7$ ;  $p=0,07$ ; tumedate apoteetsiumite osakaal:  $F_{1,23}=2,3$ ;  $p=0,16$ ), küll aga vetikarakukihtide arvu ( $F_{7,81}=3,8$ ;  $p=0,001$ ), koorkihi ( $F_{7,84}=4,0$ ;  $p<0,001$ ) ja vetikakihi osakaalu osas ( $F_{7,84}=2,3$ ;  $p=0,033$ ). Liigi mõju uurimisel *post hoc* leiti, et *Cladonia digitata* erines oluliselt perekonna *Lecanora* esindajatest, kelle tallus paksenes raiesmikul suhteliselt rohkem (Lisa 10). Koorkihi paksus muutus suhteliselt kõige vähem liikidel *Cladonia digitata*

ja *Hypogymnia physodes*, erinedes oluliselt raiesmikul suhteliselt rohkem paksenenud koorkihiga liikidest *Pertusaria amara* ja *Lecanora pulicaris* (Lisa 10). Seevastu vetikakihi osakaalu muutus oli liigil *Cladonia digitata* vastupidine võrreldes temast oluliselt erinevate ( $p < 0,03$ ) liikidega *Hypogymnia physodes* ja *Lecanora allophana*, kelle vetikakihi osakaal oli suurem raiesmikul, mitte metsas (Lisa 10).

Tabel 6. Puu tunnuste ja samblike seisundinäitajate seosed metsade ja raiesmike kaskedel ning haabadel (GLM, milles kategoorilise tunnuseks võeti arvesse samblikuliik; mitte-normaaljaotusega tunnustel Spearmani korrelatsioonanalüüsid liikide kaupa) ja vastavad statistilised olulisused. Esitatud on võrdluspaarid, mis vähemalt ühel juhul olid statistiliselt olulised. Tähistes: Ülaindeks G – üldised lineaarsed mudelid; S – Spearmani korrelatsioonanalüüs; alla joonitud – p-väärtus või liigi tähis, kui  $0,05 < p < 0,01$ ; paksus kirjas – statistiliselt olulised seosed  $p < 0,05$ ; kursiivis – negatiivsed ja püstkirjas – positiivsed seosed; läbikriipsutatud liigi tähis – liigid, millel ühel uuritava tunnusel puudus varieeruvus. Samblikuliikide tähised: A – *Cladonia digitata*; B – *Hypogymnia physodes*; C – *Buellia griseovirens*; D – *Lepraria* ssp.; E – *Lecanora pulicaris*; F – *Peltigera praetextata*; G – *Pertusaria amara*; H – *Phlyctis argena*; I – *Lecanora allophana*.

Võrdluspaar	p mets		p raiesmik	
	Kask	Haab	Kask	Haab
$F_v/F_m$ – krobedus <sup>S</sup>	A B C D E	F G H I	A B <u>C</u> D E	F <u>G</u> H I
koorkihi paksus – krobedus <sup>S</sup>	A B C E	F G H I	A <b>B</b> C E	<u>E</u> G H I
vetikarakukihid – krobedus <sup>S</sup>	A B C E	F G <b>H</b> I	A B C E	F G H I
talluse paksus – diameeter (log) <sup>G</sup>	<b>0,006</b>	<u>0,056</u>	0,313	0,828
talluse paksus – krobedus <sup>S</sup>	A <b>B</b> C E	F G H I	<u>A</u> B C E	F G H I
vetikakihi paksus – kõrgus <sup>2G</sup>	0,961	0,939	0,469	<b>0,007</b>
vetikakihi paksus – krobedus <sup>S</sup>	A B C E	F <u>G</u> H I	A B C E	F G H I
vetikakihi % – krobedus <sup>S</sup>	A B C E	F G <u>H</u> I	A B C E	F G H I
vetika-seene % – krobedus <sup>S</sup>	A <u>B</u> C E	F G <b>H</b> I	A B C E	F G H I
vitaalsus – diameeter <sup>S</sup>	A B C D E	<b>F</b> <del>G</del> <del>H</del> I	<u>A</u> B C D E	F G H I

### 3.3. Seosed puu tunnuste ja seisundinäitajate vahel

Puu tunnuste ja seisundinäitajate vahelistest seostest ei olnud ükski kõigis kombinatsioonides oluline ning erinevatel samblikuliikidel ei esinenud ühe puuliigi-töötuse kombinatsiooni sees vähemalt kahel liigil samasuunalisi olulisi korrelatsioone (Tabel 6). Samasugused tulemused saadi ka kõiki proove kaasavas, pseudoreplikatsiooniga analüüsis (tulemusi ei ole esitatud). Ainsale võimalikule üldisele trendile viitas oluline positiivne seos talluse paksuse ja puu diameetri vahel metsakaskede samblikel, sest seos oli pea-aegu oluline ka metsahaabadel ja oli kõigis (sh ebaolulistes) kombinatsioonides samasuunaline (Tabel 6). Oluline positiivne seos vetikakihi paksuse ja kõrguse ruudu vahel säilikhaabadel kasvavatel samblikel oli sama liiki metsapuudel aga tugevalt ebaoluline ja teistes kombinatsioonides vastassuunaline (Tabel 6), ega osundanud seega võimalikule üldisele trendile.

### 3.4. Seisundinäitajate sõltumatus ja meetodite efektiivsus

Seisundinäitajatest varieerusid kõigis neljas töötuse-puuliigi kombinatsioonis oluliselt või peaaegu oluliselt ( $p < 0,1$ ) ja samasuunaliselt (positiivselt) mitmed anotoomilised tunnused: koorkihi paksus vs. talluse paksus, vetikarakukihtide arv, koorkihi ja talluse paksus vs. vetikakihi paksus, vetikakihi paksus vs. vetikakihi osakaal ja vetika-seene osakaal ning vetikakihi osakaal vs. vetika-seene osakaal (Tabel 7). Kolmes kombinatsioonis kaasnes paksema tallusega oluliselt väiksem vetikakihi osakaal. Sarnaselt kaasnes kahes kombinatsioonis suurema talluse- ja koorkihi paksusega oluliselt väiksem vetika-seene osakaal ja suurema koorkihi paksusega oluliselt väiksem vetikakihi osakaal. Ülejäänud seisundinäitajate paaridest said enamate tumedate viljakehadega tallused väiksema väärtusega, parema vitaalsushinnangu metsakaskedel ja raiesmikuhaabadel, kusjuures ülejäänud kombinatsioonides oli tendents samasuunaline. Ainult säilikkaskedel oli parema vitaalsushinnangu saanud isenditel apoteetsiumite logaritmitud suhteline pindala oluliselt väiksem, teistes kombinatsioonides oli seos aga tugevalt ebaoluline. Ainult säilikhaabadel (so liigil *Lecanora allophana*) oli suurema apoteetsiumite suhtelise kogupindalaga isenditel suurem tumedate viljakehade osakaal ja paksem koorkiht. Ainult metsakaskedel oli väiksema näitaja Fv/Fm väärtustega isenditel paksem tallus ja vetikakiht. Sarnaselt puu tunnuste vs.

seisundinäitajate analüüsidele ei esinenud ülejäänud vitaalsushinnang vs. seisundinäitaja võrdluspaarides erinevatel samblikuliikidel ühe puuliigi-töötamise kombinatsioonis samasuunalisi korrelatsioone, mis oluks olulised vähemalt kahel liigil (Tabel 7).

Tabel 7. Samblike seisundinäitajate omavahelised seosed metsade ja raiesmike kaskedel ning haabadel (GLM, milles kategoorilise tunnuseks võeti arvesse samblikuliik; mitte-normaaljaotusega tunnustel Spearmani korrelatsioonanalüüsid liikide kaupa) ja vastavad statistilised olulisused. Esitatud on võrdluspaarid, mis vähemalt ühel juhul olid statistiliselt olulised. Tähisted vt Tabel 6.

Võrdluspaar	p mets		p raiesmik	
	Kask	Haab	Kask	Haab
Fv/Fm – talluse paksus <sup>G</sup>	<b>0,013</b>	0,594	0,905	<u>0,062</u>
Fv/Fm – vetikakihi paksus <sup>G</sup>	<b>0,030</b>	0,608	0,278	0,656
tumedate ap. % – log ap. pindala <sup>G</sup>	0,213	0,227	0,334	<b>0,012</b>
tumedate ap. % – vetikakihi % <sup>G</sup>	0,949	0,911	0,982	<b>0,027</b>
tumedate ap. % – vetika-seene % <sup>G</sup>	0,903	0,802	0,613	<b>0,043</b>
log ap. pindala – koorkihi paksus <sup>G</sup>	0,764	0,128	0,929	<b>0,023</b>
koorkihi paksus – vetikarakukihid <sup>G</sup>	<b>0,023</b>	0,511	0,201	<b>0,040</b>
koorkihi paksus – talluse paksus <sup>G</sup>	<b>0,002</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
koorkihi paksus – vetikakihi paksus <sup>G</sup>	<b>0,001</b>	<u>0,061</u>	<b>0,013</b>	<b>0,002</b>
koorkihi paksus – vetikakihi % <sup>G</sup>	0,708	<b>0,043</b>	0,926	<b>0,049</b>
koorkihi paksus – vetika-seene % <sup>G</sup>	0,598	<b>0,031</b>	0,761	<b>0,027</b>
vetikarakukihid – talluse paksus <sup>G</sup>	<b>0,003</b>	0,537	<u>0,071</u>	<b>0,004</b>
vetikarakukihid – vetikakihi paksus <sup>G</sup>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
vetikarakukihid – vetikakihi % <sup>G</sup>	0,629	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,001</b>	<b>0,013</b>
vetikarakukihid – vetika-seene % <sup>G</sup>	0,492	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,012</b>	<b>0,037</b>
talluse paksus – vetikakihi paksus <sup>G</sup>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
talluse paksus – vetikakihi % <sup>G</sup>	<b>0,037</b>	<b>0,004</b>	0,197	<b>0,015</b>
talluse paksus – vetika-seene % <sup>G</sup>	0,408	<b>0,021</b>	0,845	<b>0,017</b>
vetikakihi paksus – vetikakihi % <sup>G</sup>	<u>0,078</u>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,003</b>	<b>0,002</b>
vetikakihi paksus – vetika-seene % <sup>G</sup>	<b>0,024</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,008</b>	<b>0,030</b>
vetikakihi % – vetika-seene % <sup>G</sup>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>&lt;0,001</b>
vitaalsus – tumedate ap. % <sup>S</sup>	<b>0,009</b>	0,223	0,950	<b>0,026</b>
vitaalsus – log ap. pindala <sup>S</sup>	0,803	0,590	<b>0,013</b>	0,764
vitaalsus – koorkihi paksus <sup>S</sup>	A B C E	F <del>G</del> H I	A B C E	F G H I
vitaalsus – vetikakihi % <sup>S</sup>	A <u>B</u> C E	<b>F</b> <del>G</del> H I	A B C E	F G H I
vitaalsus – vetika-seene % <sup>S</sup>	A <u>B</u> C E	<b>F</b> <del>G</del> H I	A B C E	F G H I

Suuremate näitaja  $F_v/F_m$  väärtustega samblikuisendid olid metsakaskedel oluliselt õhema tallusega, kusjuures samasuunaline peaaegu oluline seos oli ka säilikhaabadel. Seda tulemust toetavalt oli metsakaskede korral ka seos näitaja  $F_v/F_m$  ja vetikakihi paksuse vahel statistiliselt oluline (Tabel 7). Säilikhaabadel oli liigi *Lecanora allophana* suurema viljakehade logaritmitud suhtelise pindalaga tallustel oluliselt enam tumedaid apoteetsiume ja paksem koorkiht. Olulised olid ka negatiivsed seosed tumedate apoteetsiumite ja vetika-seene ning vetikakihi osakaalu vahel säilikhaabadel ( $0,027 > p > 0,043$ ; Tabel 6).

Erinevate meetodite efektiivsuse võrdlemisel töötluse mõju analüüside alusel osutus kõige tundlikumaks näitaja  $F_v/F_m$  (töötuse mõju ilmnis kuuel liigil üheksast), millele järgnesid koorkihi paksus ja vetikarakukihtide arv (vastavalt kolmel ja kahel liigil kaheksast; Lisa 7). Töötuse mõju näitamise tundlikkuselt samaväärsed tunnused olid talluse ja vetikakihi paksus (töötuse mõju tuli oluliseks ühel liigil kaheksast; Lisa 7). Vaid kahel liigil vaadeldud apoteetsiumite tunnused olid väga tundlikud töötuse mõju näitajad (töötuse mõju tuli oluliseks ühel liigil apoteetsiumite suhtelise pindala ja mõlemal liigil tumedate apoteetsiumite osakaalu korral; Lisa 7).

## 4. ARUTELU

### 4.1. Töötuse mõju samblike seisundile

Töö peamise tulemusena näitas seisundi võrdlev hindamine üheksal samblikuliigil metsa- ja säilikpuudel, et raie mõjutab mingil määral enamikku liikidest: so põhjustab olulisi muutusi vähemalt ühe seisundinäitaja väärtustes. Raiesmikel oli keskmine fotosünteesi efektiivsus üldiselt (nii kasel kui ka haaval kasvavatel samblikel) madalam, samas talluse ja tallusekihtide paksus oli säilikpuudel üldiselt suurem (kuid suhtelise vetikakihi paksuse ja vetika-seene osakaalu osas olulisi erinevusi ei olnud). Ainult kahel perekonna *Lecanora* kahel esindajal mõõdetud viljakehade tunnustest oli raiesmikul võrreldes metsaga oluliselt suurem tumedate apoteetsiumite osakaal ja apoteetsiumite suhteline pindala.

#### 4.1.1. II fotosüsteemi maksimaalne efektiivsus $F_v/F_m$

Sarnaselt töö tulemustega on II fotosüsteemi maksimaalse efektiivsuse ( $F_v/F_m$ ) langust seoses keskkonnatingimuste halvenemisega on kirjeldatud paljudel samblikuliikidel. Laborikatsetes on mitmel liigil täheldatud fotoinhibitsiooni kujunemist liigvalguse (katses kasutati väärtusi 300 ja 1000  $\mu\text{mol footoneid/m}^2\text{s}$ ; Manrique *et al.*, 1993) ja kuivuse tõttu (Chakir & Jensen, 1999). Nimelt samblike fotosüntees küllastub juba suhteliselt madalal kiirgustasemel 100–400  $\mu\text{mol footoneid/m}^2\text{s}$  ning fotosünteesiaparaadi kahjustuste parandamine saab toimuda vaid niisketes tingimustes (Gauslaa & Solhaug, 1999; Palmqvist, 2000). Liigil *Lobaria pulmonaria* ja islandi käokõrval (*Cetraria islandica*) on näidatud, et niiskes talluses on liigvalguse kahjustav mõju väiksem (Gauslaa & Solhaug, 1999; Gauslaa & Solhaug, 2004). Sellist reaktsiooni peeti aga vaid vana metsaga kohastunud liikide eripäraks, sest vähemalt lühiajaliselt on läbikuivanud olekus tallus tavaliselt fotoinhibitsiooni eest kaitstud (Palmqvist, 2000; Gauslaa & Solhaug, 1999).

Võrdlemisi lühiajaliste laborikatsete kõrval on samblikel näitaja  $F_v/F_m$  muutusi kirjeldatud ka looduses. Nt valgemasse metsa transplanteeritud liigi *Lobaria pulmonaria* isenditel on esimesel mõõtmisel 40 päeva hiljem täheldatud tugevat fotoinhibitsiooni, kuid ka mõningat kohanemist edaspidi (Gauslaa & Solhaug, 2000), kui II fotosüsteemi maksimaalse

efektiivsuse väärtused tõusid tagasi normaalsesse vahemikku 0,6–0,76 (Jensen & Kricke, 2002). Kohanemisele mikrokliimaatiliste tingimuste muutustega viitab ka uurimus, kus 16 kuuks erinevatele kaugustele metsaservast transplanteeritud halli hõlmasambliku (*Platismatia glauca*) ja liigi *Lobaria pulmonaria* isenditel ei täheldatud katse lõpus II fotosüsteemi maksimaalse efektiivsuse muutusi (Renhorn *et al.*, 1997). Kuid samblike füsioloogilisi protsesse mõjutab ka valgustingimuste sesoonne käik. Uurimused liigist *Xanthoria parietina* avatud kasvukohas ja hiis-täpssamblikust (*Punctelia subrudecta*) heitlehises metsas on kinnitanud, et näitaja  $F_v/F_m$  muutub aasta vältel ning samblikud suudavad pikema perioodi jooksul tugeva valgusega kohaneda (Vrablikova *et al.*, 2006; Baruffo & Tretiach, 2007).

Teistest fotosünteesiaparaadi seisundit uurinud töödest võibki järeldada, et käesolevas uuringus kahjustus säilikpuudel kasvavate samblike fotosünteesiaparaat arvatavasti liigvalguse ja kuivuse tõttu (Chen *et al.*, 1999; Gauslaa *et al.*, 2001). Kuna proovid koguti suvel, aga fotosünteesi näitajad arvatavasti muutuvad aasta vältel (Vrablikova *et al.*, 2006; Baruffo & Tretiach, 2007), on võimalik, et tugevam valgus ja kuivus kahjustavad raiesmiku isendeid vaid sesoonselt ning sügisel fotosünteesiaparaat taastub. Kuid isegi pöörduv fotosünteesiaparaadi töövõime langus on samblikele ebasoodne. Ühelt poolt on oluline toota fotosünteesi käigus piisavalt energiat, et rahuldada mükobiondi hingamisvajadust (Palmqvist, 2000). Lisaks on katsed epiliitsete liikidega näidanud, et ruumi- ja ressursikonkurents on kiirem kasv oluline, sest laiem tallus omastab substraadilt rohkem vett ja saab enam valgust (Hestmark, 1997). Teisest küljest moodustuvad fotosünteesis kasutamata jäänud ergastuse toimet reaktiivsed hapnikuühendid (peroksiid-, superoksiid- ja hüdroksüülradikaalid), mis kahjustavad DNA-d, valke ning lipiide. Kui antioksidatiivsed ensüümid ei suuda tekkinud reaktiivseid hapnikuühendeid piisavalt kiiresti ümber töötada, järgnevad rakukahjustused ja vitaalsuse langus (Kranner *et al.*, 2003; Apel & Hirt, 2004).

Käesoleva töö tulemused viitavad siiski pigem samblike kohanemisele säilikpuudel raiest möödunud 4–5 aasta jooksul. Nimelt vaatamata sellele, et proovid sattusid valimisse juhuslikult (kaasa korjati otsitava liigi proov sobivalt puuliigilt vaatamata isendi vitaalsusele ja välimusele), ei esinenud nende seas ühtki surnud isendit, st klorofüllü fluorestsentsi parameetri  $F_v/F_m$  näidud olid kõrgemad vastavast lävendväärtusest 0,1 (Jensen & Kricke, 2002). Samas olid üllatuslikud samblikel normaalseks peetavast vahemikust 0,6–0,76 väiksemad väärtused metsas kasvavatel isenditel (Jensen & Kricke, 2002). Töid, kus on



saadud ebatavaliselt madalaid  $F_v/F_m$  näite, leidub teisigi (Renhorn *et al.*, 1997; Bačkor & Fahselt, 2004; Fernandez-Salegui *et al.*, 2006). Käesolevas töös võis väiksemad väärtused põhjustada see, et lähtuvalt kasutatud fluoromeetri piirangutest kasutati kirjanduses soovitatust lühemat küllastava valguse kestust, mistõttu maksimaalne fluorestsents oli liialt nõrk ja langetas paratamatult  $F_v/F_m$  väärtust (Jensen, 2002; Fernandez-Salegui *et al.*, 2006). Kuid vaatamata näitaja  $F_v/F_m$  madalatele absoluutväärtustele ei saa kahelda selle füsioloogilise parameetri olulistes erinevustes sõltuvalt töötlusest.

#### 4.1.2. Anatoomilised tunnused

Laborikatsed viitavad, et samblikel aitab tugeva kiirgustasemega kohaneda ja fotoinhibitsiooni vältida mükobiondi liigvalgust vähendav toime, mitte fotobiondi adapteerumine (Gauslaa & Solhaug, 2004). Käesolevas uurimuses leiti, et raiesmike karmimates (kuivades ja liigvalgetes) kasvutingimustes olid samblike tallus ja selle kihid paksemad, mis on kooskõlas mitme teise töö tulemustega. Kuivemates ja valgemates tingimustes on täheldatud ülemise koorkihi ja sealsete seenehüüfide seinte paksenemist, korteksi struktuuri tihenemist ja vetikakihi paksenemist (Larcher & Vareschi, 1988; Hyvärinen, 1992; Sonesson *et al.*, 2007). Kuid on saadud ka antud tööle vastupidiseid või ebaselgemaid tulemusi. Nt ei täheldatud kõrgendatud UV-kiirguse tingimustes muutust pruuni kilpsambliku (*Peltigera rufescens*) talluse ja tallusekihtide paksuses isegi viis aastat kestnud katse järel (Bjerke *et al.*, 2003), hallil karesamblikul (*Pseudevernia furfuracea*) on aga täheldatud koorkihi paksenemist hoopiski hämaramas metsas, samas kui südamikukiht reageeris vastupidiselt. Arvestades, et südamikukiht oli selles uurimuses koorkihist üldse enam kui kümme korda paksem ja südamikukihi paksuse erinevus kasvukohtade vahel oli lähedane standardhälbele (erinevus 3,01  $\mu\text{m}$ , standardhälbed kasvukohtades 1,94 ja 3,36  $\mu\text{m}$ ), oli ilmselt valdav suundumus valgemates tingimustes siiski talluse paksenemine, kuigi seda tunnust ei mõõdetud (Rikkinen, 1997). Mõneti vastandlikud on ka vähesed tööd, kus on käsitletud suhteliste anatoomiliste näitajate muutumist samblikele ebasoodsates tingimustes. Kui vetika-seene osakaalu tõusu on täheldatud kasvukohtades, kus limiteerivaks teguriks on valgus (Larcher & Vareschi, 1988), siis samuti ebasoodsates tingimustes – saaste mõjul – on kirjeldatud hoopiski suhtelise vetikakihi paksuse kahanemist (Bennett, 2002).

Talluse proportsioonide muutumise karmimates kliimatingimustes vallandab seenkomponendist koosnevate talluseosade, eriti ülemise koorkihi paksenemine, et kaitsta eelkõige fotobionti liigvalguse ja kuivuse eest (Hyvärinen, 1992; Büdel & Scheidegger, 1996; Sonesson *et al.*, 2007). Ka paksem ja kompaktsemate harudega tallus on kuivemates tingimustes eelistatud, sest väiksema eripinna tõttu vähenevad veekaod (Larson, 1981; Snelgar & Green, 1981; Esseen & Renhorn, 1997; Rikkinen, 1997; Hedenås & Ericson, 2003). Kuna seenkomponent on talluses põhiline hingaja, suureneb kasvanud süsinikutarbe tõttu aga fotobiondi hulk, et säiliks energiabilanss, fotosünteesi ja respiratsiooni tasakaal – ilmselt püüavad samblikud säilitada sümbiontide suhet (Palmqvist, 2000; Dahlman, 2003). Analoogiliselt ülevalgustatud lehtedes toimuvale kloroplastide ümberpaigutumisele üksteise alla, paralleelselt valguse suunaga (Björkman & Demmig-Adams, 1995), võib paksem vetikakiht on kasulik ka vetikarakkude omavahelise varjutamise tõttu. Kirjeldatud dünaamikat, kus keskkonnatingimuste muutus tingib sümbiontide tasakaalu säilitamise vajaduse tõttu nihke talluse ja tallusekihtide mõõtmetes, kinnitavad ka antud töö tulemused. Ühelt poolt viitavad seisundinäitajate vahelised seosed, et esmajoones paksenevad seenest koosnevad talluseosad (vt ptk 4.4). Teiselt poolt oli anatoomilistest tunnustest liigiti kõige enam olulisi tööstustevahelisi erinevusi koorkihi paksuses, vetikakihi ja vetika-seene osakaal talluses aga raiele oluliselt ei reageerinud (so sümbiontide ohtrussuhe ei muutunud). Seega tulebki talluse ja talluseosade paksenemist raiesmikel pidada ökomorfoloogiliseks kohastumiseks, mitte signaaliks talluse talitluste häirumisest.

#### **4.1.3. Apoteetsiumite suhteline pindala**

Käesolevas töös täheldati kahe liudsamblikuliigi raiesmikusisenditel suuremat suhtelist apoteetsiumite pindala. Selle tulemuse hindamist raskendab see, et apoteetsiumite ohtrust kui samblike seisundit väljendavat tunnust on seni mõõdetud vaid õhusaaste mõju käsitlevates töödes ja saadud vastuolulisi tulemusi. Saastunuma õhuga piirkondades on leitud nii vähem (Sigal & Nash, 1983; Estrabou *et al.*, 2004), kui ka rohkem apoteetsiume (Seaward, 1976; Estrabou *et al.*, 2004), sh ühel juhul kaasnes apoteetsiumite arvu ja katvuse suurenemisega hoopiski eoste arvu vähenemine (Estrabou *et al.*, 2004). Seega oleks samblike viljakust hinnates arvatavasti sisukas apoteetsiumite ohtrusele täiendavalt mõõta ka nende eostesisaldust, kuigi looduslikes tingimustes ei pruugi need kaks tunnust vastupidiselt muutuda. Lisaks tuleb käesoleva töö tulemuste tõlgendamisel arvestada, et apoteetsiumite

suhtelist pindala määrati erinevate mõõtmetega isenditel, ent viljakehade üldarv sõltub talluse suuruselt (Ramstad & Hestmark, 2001; Pringle *et al.*, 2003; Gregersen *et al.*, 2006). Kuigi prooviruudu kasutamine vähendas talluse mõõtmete mõju apoteetsiumite pindalale, ei saa välistada, et isendi suurus mõjutab mingil määral ka viljakehade tihedust talluse keskosas. Kuna antud töös võrreldi isendeid, mis pärinesid üldjuhul samast puistust, võib aga eeldada, et talluste vanus metsas ja raiesmikul oli lähedane ja apoteetsiumite suuremat suhtelist pindala säilikpuudel ei tinginud isendite mõõtmete oluline erinevus töötluste vahel.

Apoteetsiumite suhtelise pindala erinevusi on mõneti raske seletada, sest sugulise paljunemise kasu samblikel on paljuski senini mõistetamatu. Isegi maakera karmimates piirkodades paljunevad samblikud suguliselt ja toodavad ohtralt viljakehi, kuigi sugulise paljunemise metaboolse kulukuse tõttu on soontaimedel sellistes tingimustes valdavaks vegetatiivne paljunemine (Murtagh *et al.*, 2000; Seymour *et al.*, 2005; Keddy, 2007) ning samblikel võimaldaks vegetatiivne paljunemine sümbiontidel koos levida (Ott, 1987). Sugulise paljunemise dünaamika seletamisel talluse tasemel ei peetagi keskkonda peamiseks mõjutajaks, vaid on leitud, et samblike viljakehade moodustumist reguleerivad endogeensed tegurid, eelkõige talluse piisav suurus viljakehade tekkeks (Jahns & Frey, 1982; Hestmark, 1992; Pringle *et al.*, 2003; Jackson *et al.*, 2006). Mõned uurijad on eksogeensed mõjud täiesti tagaplaanile jätnud, kinnitades, et sugulise paljunemise esinemine populatsioonis ei pruugi näidata head seisundit (Jackson *et al.*, 2006) ning vähemalt perekonnas *Xanthoria* ei ole keskkonnatingimustel arvestatavat mõju apoteetsiumite tootmisele (Pentecost & Rose, 1985).

Apoteetsiumite ohtruse varieeruvuse selgitamisel tuleb arvestada sugulise paljunemise eeliseid samblikel võrreldes teiste levimisviisidega. Need on (1) geneetilise mitmekesisuse tagamine populatsioonis ning (2) kiire ja odav paljunemine, sest raskemate isiidide<sup>5</sup> ja soreedide<sup>6</sup> tootmine nõuab väikestest eostest enam investeringuid levise kohta, suurem mass aga lühendab levimiskaugust (Ott, 1987; Seymour *et al.*, 2005). Lisaks neile kahele peamisele eesmärgile omistatakse samblikel viljakehadele veel teisi ülesandeid. Eoseline paljunemine pakub pääsu spetsiifiliste parasiitide eest (Honegger, 2001; Seymour *et al.*, 2005), kuigi esineb ka just apoteetsiume ründavaid parasiite, nagu lihhenikoolne seen *Abrothallus suecicus*

---

<sup>5</sup> Isiid – samblike vegetatiivse paljunemise vahend, talluse väljakasv, mis sisaldab fotobiondi rakke ja seeneniite ning on kaetud koorkihiga (Randlane & Saag, 2004).

<sup>6</sup> Soreed – samblike vegetatiivse paljunemise vahend, koorkihita ja vabalt talluse pinnal paiknev ümmargune kehake läbimõõdus 0,01–0,1 mm, mis sisaldab mõnda fotobiondirakku ja neid ümbritsevaid seeneniite (Randlane & Saag, 2004).

(Hedenås *et al.*, 2006). Lisaks on katsed hariliku põissamblikuga (*Lasallia pustulata*) viidanud, et suguline paljunemine aitab “põgeneda” tugeva konkurentsiga kasvukohtadest (Hestmark, 1992).

Perekonna *Lecanora* esindajate viljakehade suurenenud pindala raiesmikel antud uurimuses võiks viidata “põgenemisele” karmistunud tingimustega kasvukohast, sest füsioloogia ja anatoomia alusel olid tingimused säilikpuudel samblike jaoks oluliselt halvemad kui metsapuudel, “põgenemise” hüpoteesi toetavad ka seosed seisundinäitajate vahel (vt ptk 4.4). ning taaslihhenniseerumiseks vajalikud fotobiondid (sh isegi sinivetikad kui tundlik rühm) suudavad säilikpuudel ja majandatavas metsamaastikus ellu jääda (Hedenås *et al.*, 2007). Samas on raiesmikul võrreldes metsaga tõenäoliselt raskem saavutada eoste vabanemiseks küllaldast, 100-protsendilist suhtelise õhuniiskuse taset (Garrett, 1971; Ostrofsky & Denison, 1980). Apoteetsiumite suuremat pindala raiesmikul saab seletada ka metsakeskselt, kuigi tõenäolisemad on siiski järsud muutused raiesmikul. Nimelt ühelt poolt oli metsapuudel kasvavatel samblikel väiksem suhteline apoteetsiumite pindala kui säilikpuudel, teiselt poolt ka suurem heledate viljakehade osakaal. Kuna apoteetsiumite helenemine pigmendi täieliku kadumiseni kaasneb ka vananemisega (vt ptk 2.3.4; Jahns & Smittenberg, 1970), võib nendest tulemustest järeldada, et metsas toodeti võrreldes raiesmikuga vähe uusi viljakehi. Mõneti toetab seda oletust oluline positiivne seos apoteetsiumite suhtelise pindala ja tumedate apoteetsiumite osakaalu vahel säilikhaabadel (vt ptk 4.4). Kuna on arvatud, et tiheda võrastikuga küpses metsas võib valgus samblike kasvu limiteerida (Rikkinen, 1997; Esseen, 2006), saab viljakehade väikest suhtelist pindala tõlgendada fotosünteesiva pinna laiendamisenähtena apoteetsiumite arvelt. Kuna pigmenteerumata, vanades apoteetsiumites oli vetikakiht talluse ülapinna lähedal (Lisa 5–6), olid niisked metsapuudelt kogutud samblikud ka välisilmelt rohelisemad kui liigikaaslased säilikpuudelt (autori tähelepanek), sisaldades arvatavasti ka rohkem fotosünteesiaparaati pinnaühiku kohta.

#### **4.1.4. Tumedate apoteetsiumite osakaal**

Käesolevas uurimuses leitud tumedate apoteetsiumite suuremat osakaalu raiesmikul toetab mitu teist tööd, mis käsitlevad samblike tumenemist intensiivsema valguse tõttu. Nt on transplanteerimiskatsetel täheldatud koorkihi pigmentide hulga tõusu võrastiku avatuse suurenemisel (Gauslaa & Solhaug, 2001; Nybakken *et al.*, 2007), noore metsa valgusküllasuses (Hilmo, 2002) ja metsaservas (Hilmo & Holien, 2002). Pigmendid samblike

ülemises koorkihis neelavad eelkõige kahjustava toimega UV-kiirgust ja vähem nähtavat valgust (Gauslaa & Solhaug, 2001; Buffoni Hall *et al.*, 2002; Nybakken *et al.*, 2007). Pigmentide olulisust näitavad katsed, kus talluses, millest parietiin või usniinhape oli atsetooniga eemaldatud, toimus tugeva valguse tulemusena fotoinhibitsioon (Solhaug & Gauslaa, 1996; Gauslaa & Solhaug, 2004).

Kuid raiesmikel kasvavad, suurema pigmenteerunud apoteetsiumite osakaaluga isendid ei olnud siiski ebasoodsate tingimuste eest täielikult kaitstud: füsioloogilised ja anatoomilised tunnused viitasid halvemale seisundile säilikuudel võrreldes metsapuudega. Et epiteetsiumi värv ei peegelda talluse vitaalsust, kinnitas ka apoteetsiumite anatoomia uurimine – erineva tumedusega viljakehade anatoomia oli sarnane (vt ptk 2.3.4; Lisa 5–6), kuigi ei saa välistada erinevusi apoteetsiumite eostesisalduse ja eoste idanevuses. Samuti ei tohiks kahjustatuks pidada värvumata epiteetsiumi ja hümeeniumita apoteetsiume. Nende näol on tõenäoliselt tegu vaid vananevate viljakehade ontogeneesi viimase staadiumiga, kus vetikakiht on talluse ülapinnale lähenenud ja saab toimuda fotosüntees (Lisa 5–6; Jahns & Smittenberg, 1970). Paraku ei uuritud käesolevas töös, kas heledate apoteetsiumite suurem osakaal metsades oli tingitud valgustingimustest või ainult vananemisega seotud helenemisest. Nimelt on võimalik, et metsas toodeti üldse vähem uusi viljakehi, mida toetab ka väiksem apoteetsiumite suhteline kogupindala, mistõttu enamik neist olidki vanad, so heledad.

#### **4.2. Samblikuliikide raietundlikkus**

Üllatuslikult ei tuvastatud mingit erinevust raietundlikkuses eelnevas Lõhmuse ja kaasautorite (2006) uurimuses visuaalsete vitaalsushinnangute alusel tundlikuks ja tolerantseteks peetud samblikuliikide vahel. Sealjuures tuleb aga arvestada kõrvutatavate rühmade ebavõrdset suurust, sest eelnevas töös leiti ainult kolm tundlikku samblikuliiki, millest ühte (*Parmelia sulcata*) ei saanud väikese valimi tõttu käesolevasse uurimusse kaasata. Üks kahest kaasatud liigist oli aga *Lecanora allophana*, millel hinnati tumedate apoteetsiumite suurema osakaalu tõttu (Lisa 9) raiesmiku isendid vitaalsemaks (Tabel 7), ent talluse pigmenteeritust uurivad tööd viitavad, et viljakehade tumenemine näitab kohanemust valgustingimustega, mitte otseselt seisundit (Melick & Seppelt, 1994; Gauslaa & Solhaug, 2001; Nybakken *et al.*, 2007; vt ka ptk 4.1.4).

Mõningaid suhtelise seisundimuutuse erinevusi liikide vahel leiti ainult anatoomilistes tunnustes. Neis analüüsides eristus läbivalt ülejäänutest tüve jalameid asustav eelnevas töös tolerantseks osutunud liik *Cladonia digitata*, mille metsas ja raiesmikul kasvavate isendite seisundid olid seega lähedasemad. Selline tulemus oli ootuspärane, sest ka enamik eelnevatest analüüsides ei tuvastanud töötluste mõju olulisust sel liigil. *Cladonia digitata* raietolerantsuse põhjuseks on ilmselt puujalami niiskemad ja hämaramad tingimused võrreldes ülejäänud metsaga. Liigi *Pseudevernia furfuracea* näitel on kinnitatud selliste tingimuste võimalikku ebasoodsust sambliku energiabilansile, sest fotosünteesi limiteerib valgus, kuid süsiniku kaod hingamisel on aktiivses, niiskes talluses suured (Rikkinen, 1997). Seega perioodil, kui metsas on puud lehes, võivad tingimused säilikpuu jalamil olla liigile *Cladonia digitata* metsaga võrreldes samaväärsed või isegi soodsamad. Seda kinnitab töötluste mõju olulisus sel liigil kõigest ühe seisundinäitaja korral – talluse paksus oli raiesmikul suurem.

Teine puude jalamilt kogutud liik *Peltigera praetextata* ei osutunud ei käesolevas ega eelnevas uuringus raietolerantseks arvatavasti seetõttu, et sisaldab fotobiondina tsüanobakterit *Nostoc* (Tabel 3). Sinivetikaga samblikud on aga raiesmikul valitseva kuivuse ja liigvalguse suhtes tundlikumad (Tabel 2): nende fotosüntees saab kuivamise järel taastuda vaid vedela vee olemasolu korral, samas kui rohevetikast fotobiondile piisab õhuniiskusest (Nash, 1996) ja ka tsüanobakterite II fotosüsteem on fotoinhibitsioonitundlikum (Gauslaa & Solhaug, 1999; Palmqvist, 2000). Samuti on uurimusse valitud liikidest *Peltigera praetextata* kõige tumedamalt värvunud tallusega. Pigmentid neelavad aga hästi päikese kiirgust, mis võib tingida ülekuumenemise ja kahjustada fotokeemilisi protsesse (Gauslaa & Solhaug, 2001). Samas on 9–24 aastat pärast raiet tehtud uuringus leitud, et tsüanobakterist fotobiondiga samblikuliigid on säilikpuude põhjaküljel isegi ohtramad kui metsas (Hedenås & Hedström, 2007) – põhjuseks võis olla raiesmikele kasvanud noorte puude mõõdukas vari. On arvatud, et väiksem võrade liituvus võrreldes küpse metsaga on sinivetikaga samblikele soodne, sest paraneb varustatus valguse ja sademeveega (Hedenås & Ericson, 2003).

Käesolevas töös ei leitud aga olulisi erinevusi metsa ja raiesmiku vahel koorikja soredioosse tallusega perekonna *Lepraria* esindajate seisundis, kuigi sellist morfoloogiat (puudub paks koorkiht) peetakse säilikpuudel ebasoodsaks (Hedenås & Ericson, 2003; Hedenås & Hedström, 2007). Töötluste mõju võis leidmata jääda väikese valimi tõttu, sest viis välitöödel valesti määratud proovi jäeti andmeanalüüsist välja ja moodustus vähem võrdluspaare (Lisa 7), kuid välistada ei saa ka eri liikide (vt ptk 2.3.1) arvestamata jätmisest tingitud müra.

#### 4.3. Seosed puu tunnuste ja seisundinäitajate vahel

Käesolevas töös ei tuvastatud ühtki kõigis puuliigi ja töötluse kombinatsioonides samblike seisundit oluliselt mõjutanud puu tunnust. Siiski oleks vale järeldada, et säilikpuude omadused ei mõjuta samblikke. Nimelt leiti mitu olulist seost üksikutel liikidel ja mõningates puuliigi-töötamise kombinatsioonides (nt positiivne seos talluse paksuse ja puudiametri logaritmi vahel; Tabel 6). Puu tunnuste mõjule viitab ka samblike II fotosüsteemi maksimaalse efektiivsuse väiksem varieeruvus ühtlasemate valgustingimustega metsas võrreldes raiesmikuga (Joonis 2; Lisa 7).

Paljudes töodes on stabiilsema mikrokliima tõttu peetud samblikele soodsamateks vanemaid, jämedamaid ja sellega kaasnevalt krobedama koorega puid (Sillett, 1995; Esseen *et al.*, 1996; Gauslaa *et al.*, 2001; Lõhmus *et al.*, 2006; Hedenås & Hedström, 2007; Root *et al.*, 2007). Seevastu on nt liigil *Lobaria oregana* näidatud, et kunstliku inokuleerimise järel areneb aasta möödudes sileda koorega puudel sama palju uusi tallusi kui krobeda koorega tüvedel (Sillett *et al.*, 2000). Lisaks sõltub samblike seisund asukohast puul. Korduvalt on näidatud, et tüve varjulisem ja niiskem põhjakül on samblikele soodsam (Hazell & Gustafsson, 1999; Gauslaa *et al.*, 2001; Hedenås & Hedström, 2007), mida võeti arvesse ka käesolevas töös.

#### 4.4. Seisundinäitajate sõltumatus ja meetodite efektiivsus

Autorile teadaolevalt on varasemad tööd küll mõõtnud samaaegselt erinevaid seisundinäitajaid (nt Garty *et al.*, 2000; Sonesson *et al.*, 2007), kuid ei ole erinevaid meetodeid võrrelnud. Käesolevas töös viitavad arvukad positiivsed seosed anatoomiliste tunnuste vahel, et talluse ja kõigi tallusekihtide samaaegne mõõtmine ei ole otstarbekas. Nt vetikakihi paksuse mõõtmise asemel võib lihtsama meetodina kokku lugeda vetikarakukihtide arvu ja suhtelise vetikakihi paksuse asemel on otstarbekam kasutada vetika-seene osakaalu kui iseseisvat tunnust. Lisaks leiti ka mitu ebaselgemat mustrit, mis on siiski kooskõlas töö teiste tulemustega:

(1) paksemas ja paksema koorkihiga talluses oli oluliselt väiksem vetikakihi ja vetika-seene osakaal. Seda võib käsitleda kinnitusena eelnevalt kirjeldatud sümbiontide dünaamikale (vt ptk 4.1.2), kus keskkonnatingimuste karmistudes esmalt suureneb mükobiondi ja alles



seejärel fotobiondi hulk (Hyvärinen, 1992; Büdel & Scheidegger, 1996; Palmqvist, 2000; Dahlman, 2003; Sonesson *et al.*, 2007);

(2) töötuse mõju analüüse (so säilikpuudel kui kehvas keskkonnas olid tallus ja tallusekihid paksemad) toetavalt ilmnes tendents, et madalamate näitaja  $F_v/F_m$  väärtustega samblikuisendid olid oluliselt paksema talluse ja vetikakihi. Kuna see seos oli oluline vaid metsakaskedel (mitte raiesmikul), võib oletada, et talluse ja tallusekihtide paksenemine säilikpuude samblikuisenditel siiski kaitseb neid liigvalguse ja kuivuse kahjustava mõju eest;

(3) säilikaabadel oli liigi *Lecanora allophana* suurema viljakehade kogupindalaga tallustel oluliselt enam tumedaid apoteetsiume ja paksem koorkiht. See toetab hüpoteesi, mille järgi suurem viljakehade produktsioon võimaldab samblikel säilikpuudelt “põgeneda” (vt ptk 4.1.3; Hestmark, 1992; Honegger, 2001; Seymour *et al.*, 2005). Nimelt töötuse mõju analüüsides järelduvalt (vt ptk 4.1.2; 4.1.4) osundavad suurem tumedate viljakehade osakaal ja paksem koorkiht paremale kaitsele kuivuse ja/või liigvalguse eest, väljendades seega tingimuste karmistumise gradienti. Kokkuvõttes toetavadki need tulemused väljapakutud hüpoteesi – karmimates tingimustes on vähemalt liigi *Lecanora allophana* “põgenemine” säilikpuudelt intensiivsem (so apoteetsiumite pindala suurem).

Efektiivseteks loeti antud töös meetodeid, millele vastav hinnatud tunnus oli tundlik, so erines oluliselt töötuste vahel võimalikult paljudel liikidel. Tundlikemaks enamikul liikidel uuritud tunnuseks osutus II fotosüsteemi maksimaalne efektiivsus ( $F_v/F_m$ ). Kuuest anatoomilisest tunnusest reageerisid töötusele hästi aga koorkihi paksus ja vetikarakukihtide arv. Ainult kahel liigil mõõdetud tunnusena olid tundlikud tumedate apoteetsiumite osakaal ja apoteetsiumite suhteline pindala. Erinevate seisundinäitajate vaheliste läbivalt oluliste korrelatsioonide puudumine üle liikide ja erinevate töötuste viitab, et antud töös kasutatud meetodid käsitlevad samblike seisundi erinevaid külgi. Nt saab eristada foto- ja mükobiondile keskenduvald seisundinäitajaid. Sellest järeldub, et samblike seisundi adekvaatseks hindamiseks tuleb paralleelselt kasutada erinevaid meetodeid.

Fotobiondi kahjustusi registreeriva näitaja  $F_v/F_m$  võrdlemisel teiste mõõdetud tunnustega tuleb aga arvestada, et II fotosüsteemi maksimaalse efektiivsuse korral kasutati analüüsides võimalusel kahe kordusproovi keskmisi väärtusi, kuid teiste meetodite osas piirduti ühe prooviga. Kuid kuna kordusproovid korjati erineva krobelduse ja diameetriga puudelt erineval tüve kõrgusel, ei pruukinud keskmise väärtuse kasutamine tagada märgatavalt suuremat täpsust ja näitaja  $F_v/F_m$  mõõtmine on usutatavasti ka tegelikult (mitte ainult andmeanalüüsi



eripäradest lähtudes) efektiivne seisundi näitaja. Sellel meetodil on ka teisi olulisi väärtusi (Jensen, 2002): kiirus, lihtne läbiviidavus, sobivus ka välitingimustesse ning rakendatavus soredioosse morfoloogiaga perekonnal *Lepraria*, peamiseks puuduseks on aga ainult fotobiondi kahjustuste näitamine.

Seevastu viljakushinnanguid andes tuleb arvestada, et samblikus paljuneb suguliselt vaid seenkomponent. Apoteetsiumitel põhinevad näitajad olid käesolevas uurimuses töötluse suhtes tundlikud, ehkki eelnevast järelduvalt (vt ptk 4.1.3–4.1.4) ei väljenda tumedate apoteetsiumite väike osakaal samblikel stressi ning arvatavalt ka viljakehade ohtrus ei reageeri selgelt keskkonnatingimustele. Lisaks sellele on epiteetsiumite jaotamine tumedateks ja heledateks subjektiivne. Apoteetsiumite pindala mõõtmine fotodelt on aga aeganõudvam ning annab parimaid tulemusi ühesuurustel tallustel ja lähedase kasvukoha isenditel mõõdetuna (Hestmark, 1992; Pringle *et al.*, 2003).

Samblike anatoomia uurimise efektiivsus võib sõltuda mõõdetavast tunnusest. Antud töös näitas kõige suuremal arvul liikidel olulisi raiesmiku ja metsa vahelisi erinevusi ülemise koorkihi paksus. Võrreldes vetikakihi paksusega on seda tunnust lihtsam mõõta, sest koorkihi piire on kergem määratleda ning erinevalt vetikakihist ja talluse paksusest oli see tunnus kõigil uuritud liikidel samaväärselt vaadeldav. Anatoomiliste tunnuste mõõtmise puudusteks suure liikidevahelise varieeruvuse kõrval on destruktiivsus ja suhteliselt suur töömaht (enne mõõtmisi oli proovidest vaja eraldada hõlmatükid, need mikrotoomiga viilutada ja teha preparaadid, mis kokku võttis ühe proovi kohta aega vähemalt pool tundi). Vetikakihi paksuse mõõtmise asemel võib soovitada lihtsamat meetodit, registreerides vaid vetikarakukihtide arvu, mis antud uurimuses näitas isegi enamate liikide puhul töötluse mõju. Võrreldes klorofüllü fluorestsentsi mõõtmisega jääb anatoomiliste tunnuste eeliseks talluse kui kahest komponendist koosneva terviku vaatlemine, st ei keskenduta ainult fotobiondile.

Suhteliselt lihtne, kiire ja mittedestruktiivne on visuaalsete vitaalsushinnangute andmine, kuid korrelatsioonanalüüsides ilmnes, et suurema tumedate apoteetsiumite osakaaluga isendid said oluliselt paremaid vitaalsushinnanguid. Kuivõrd apoteetsiumite värv ei peegelda tegelikult samblike stressi, vaid kohanemust valgustingimustega (vt ptk 4.1.4), ei tohiks edaspidi seda meetodit kasutades arvestada viljakehade värvust. Meetodi väärtust kahandab ka see, et samadel aladel eelnevas töös (Lõhmus *et al.*, 2006) tolerantseks ja tundlikuks osutunud samblikurühmade vahel ei leitud teistes tunnustes siiski olulist erinevust raietundlikkuses.

#### 4.6. Järeldused

Antud töö olulisemate tulemustena selgus, et

- (1) kõik uuritud samblikuliigid, ka eelnevalt tolerantseteks peetud liigid (va *Lepraria* ssp.) reageerivad raiele vähemalt ühe füsioloogilise ja/või ehitusliku tunnuse osas. Kuigi suvel fotosünteesiapparaat kahjustub, jäävad samblikud ellu ja kohandavad ehitust raiesmiku tingimustega – paksenevad tallus ja tallusekihid ning tõuseb tumedate apoteetsiumite osakaal. Seega vähemalt uuritud liikide osas võib kinnitada, et säilikpuud pakuvad samblikele majandatavas metsamaastikus pelgupaika;
- (2) efektiivsemateks samblike seisundi hindamise meetoditeks osutusid klorofüllü fluorestsentsi näitaja  $F_v/F_m$  ja ülemise koorkihi paksuse mõõtmine;
- (3) visuaalsete vitaalsushinnangute alusel eristatud tolerantse ja tundliku samblikurühma vahel puudub oluline erinevus teiste tunnuste alusel, kusjuures visuaalsete hinnangute andmise usaldusväärsust kahandas apoteetsiumite värvuse arvestamine.

Tööst järelduvalt võiks järgnevates säilikpuudel kasvavaid samblikke käsitlevates uuringutes

- (1) rakendada käesolevas töös kasutatud efektiivsemateks osutunud meetodeid (klorofüllü fluorestsentsi näitaja  $F_v/F_m$  ja ülemise koorkihi paksuse mõõtmist) enamatel liikidel; sh haruldastel liikidel tuleks II fotosüsteemi efektiivsust mõõtma mittedestruktiivselt (kohapeal, proove kaasa kogumata);
- (2) mõõta II fotosüsteemi efektiivsust eri aastaaegadel, et teha kindlaks, kas metsas ning raiesmikul kasvavate samblike fotosünteesiapparaadi seisund erineb ainult suvel.

Täiustamist vajavad ka apoteetsiumitel põhinevad meetodid, sest vastavaid tunnuseid saab uurida ka mittedestruktiivselt (kohapeal tehtud fotodelt). Selleks tuleks

- (1) mõõta apoteetsiumite eostesisaldust ja pindala lähedaste suurustega tallustel selgitamaks, kas neid näitajaid mõjutab keskkonnatingimuste muutumine või ainult endogeensed tegurid (nt talluse suurus, geneetiline mitmekesisus);
- (2) uurida epiteetsiumi värvumist pikemas ajaskaalas, et kindlaks teha, kas viljakehad tumenevad valguse mõjul või on kõik kujunevad apoteetsiumid noorena lähedastes toonides ning pigmendisisaldus väheneb ainult ontogeneetiliste tegurite tõttu.

## KOKKUVÕTE

Säilitamiseks majandatavas metsamaastikus elurikkust jäetakse raiesmikele elusaid säilikipuid, mille üheks funktsiooniks on puistus enne raiet elanud epifüütsete samblike säilitamine uue metsa kujunemiseni. Senised uurimused säilikpuudel kasvavate samblike kohta on aga võrdlemisi ühekülgsed, sest käsitlevad vaid liikide visuaalse vitaalsuse, ohtruse ja samblikuvarise biomassi dünaamikat, mis ei pruugi aga täpselt väljendada muutusi samblikuisendite seisundis. Käesoleva töö eesmärkideks olid: (1) võrrelda samblike seisundit metsa- ja säilikpuudel isendite füsioloogial ja ehitusel põhinevate meetoditega, (2) võrrelda eri liikide raietundlikkust, (3) võrrelda kasutatud meetodeid ja nende efektiivsust samblike seisundi hindamisel ning (4) uurida puu tunnuste mõju samblike seisundile.

Tuginedes eelnevale uurimusele (Lõhmus *et al.* 2006), koguti kaselt või haavalt 46 alalt Tartu-, Pärnu-, Viljandi- ja Järvamaal üheksa samblikuliigi (*Buellia griseovirens*, *Cladonia digitata*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora allophana*, *L. pulicaris*, *Lepraria* spp., *Peltigera praetextata*, *Pertusaria amara* ja *Phlyctis argena*) proove. Paarilisteks tööstlusteks ühe ala piires olid 4–5 aasta vanune säilikpuudega raiesmik ja lähedal asuv mets. Kohapeal registreeriti proovipuu diameeter, koore krobedusaste, samblikuproovi kõrgus ja kogutud liigi vitaalsushinnang tüvel. Laboris mõõdeti kaasa kogutud samblike klorofüllü fluorestsentsi näitajat  $F_v/F_m$  ja anatoomilisi tunnuseid (talluse, ülemise koorkihi, vetikakihi ja suhtelist vetikakihi paksust, vetikarakukihtide arvu, vetika-seene osakaalu), kahel liigil leiti ka apoteetsiumite suhteline pindala ja tumedate apoteetsiumite osakaal  $1 \times 1$  cm prooviruudul.

Andmeanalüüs näitas, et raie mõjutab enamikku liikidest: põhjustab olulisi tööstlustevahelisi erinevusi vähemalt ühe seisundinäitaja väärtustes. Üldiselt oli säilikpuudel kasvavatel samblikel madalam II fotosüsteemi efektiivsus ( $F_v/F_m$ ), sest arvatavad liigvalgus ja kuivus tingisid fotoinhibitsiooni. Samas suutsid samblikud ehitust raiesmiku tingimustega kohandada – üldise suundumusena paksenesid tallus ja tallusekihid. Säilikpuudel kasvavatel samblikel oli ka suurem apoteetsiumite suhteline pindala, mida võib käsitleda kui n-ö põgenemismehhanismi. Kuid tumedate apoteetsiumite väiksem osakaal metsapuudel viitab pigem kohanemisele valgustingimustega ega väljenda stressi.

Füsioloogiliste ja anatoomiliste tunnuste osas ei leitud erinevust visuaalsete vitaalsushinnangute alusel tundlikuks ja tolerantseks peetud samblikuliikide vahel. Ainsa raiesmiku tingimusi suhteliselt hästi taluva liigina eristus selgelt ülejäänutest peamiselt puude jalamil kasvav liik *Cladonia digitata* oletatavasti limiteerivate valgustingimuste tõttu metsas.

Kasutatud meetoditest efektiivseim (enimatel liikidel olulise töötluse mõjuga) oli näitaja  $F_v/F_m$  mõõtmine, millele järgnesid ülemise koorkihi paksuse mõõtmine ja vetikarakukihtide lugemine. Töös kasutatud visuaalsete vitaalsushinnangute skaala puuduseks on mõjutatus apoteetsiumite värvusest, mis ei väljenda otseselt samblike stressiseisundit.

Edaspidistes säilikpuudel kasvavaid samblikke käsitlevates uurimustes võiks (1) rakendada käesolevas töös välja selgitatud efektiivsemaid seisundi hindamise meetodeid enamatel samblikuliikidel ja (2) mõõta II fotosüsteemi maksimaalset efektiivsust kogu aasta vältel.

## Comparative estimation of the lichens condition on forest and retention trees

Kadi Jairus

### SUMMARY

In the last two decades, the concept of preserving large live trees during deforestation – known as green-tree retention (GTR) – has gained widespread use. Since GTR resembles natural disturbances rather than clear-cutting, it is considered to preserve biodiversity in managed forest landscapes, thus enabling retention trees populated with epiphytic lichens to become the sources of recolonization of the next generation of forest (“lifeboating“ function). Until now, studies concerning lichens on retention trees have tended to be single-sided as only variations in visually assessed condition, abundance of the species and biomass of lichen litter have been described. However, these characteristics may fail to express the exact changes in the condition of lichen individuals. Therefore, the aims of the current study were to (1) compare the condition of lichens on retention and on forest trees, using methods based on physiology, anatomy and morphology of lichen thalli, (2) compare the sensitivity to logging of different lichen species, (3) assess the efficiency of methods being applied and (4) explore the effects of tree characteristics on lichens’ condition.

Based on the previous study (Lõhmus *et al.*, 2006), samples of nine lichen species (*Buellia griseovirens*, *Cladonia digitata*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora allophana*, *L. pulicaris*, *Lepraria* spp., *Peltigera praetextata*, *Pertusaria amara* and *Phlyctis argena*) were chosen to be collected from birch and aspen from 46 study areas located in Järva, Pärnu, Tartu and Viljandi counties, in Estonia. Study area consisted of two treatments: a GTR cut (4–5 years old) and adjacent forest of the same type. Characteristics registered during the fieldwork consisted of tree diameter at breast height, bark roughness at the vicinity of sample collected, sample height and visual assessment of species vitality on the trunk. The collected samples underwent laboratory analyses to measure the chlorophyll fluorescence parameter ( $F_v/F_m$ , i.e. indicator of maximum possible efficiency of photosystem II) and to describe anatomical characteristics (thickness of thallus, upper cortex, and algal layer, the number of algal cell

layers, algal layer ratio and relative volumes of the photobiont to the mycobiont), relative total area of the apothecia and the ratio of the dark apothecia (an  $1 \times 1$  cm plot for both).

Data analysis showed that logging influenced the majority of the lichen species studied, causing significant differences between the samples collected from the forest and GTR stands. In general, lichens from retention trees had lower  $F_v/F_m$  values, photoinhibition most likely induced by excessive light and insufficient humidity in cut areas. However, lichens were capable of adapting to the environmental factors on retention trees as they had both thalli and thallus layers thicker than those on forest trees. They also boasted greater relative total area of apothecia on retention trees, which may be interpreted as strategy to escape from the harsh conditions. But the greater ratio of dark apothecia at retention trees indicated the adaptation to the intensive light, instead of having any relation to distressed condition.

Using more advanced methods, this study failed to find any significant differences between logging tolerant and sensitive species based on the visual vitality assessment of the earlier study. Just one species, the tree-base inhabitant *Cladonia digitata*, stood out being rather tolerant to logging, probably because of insufficient light on tree bases in forests.

Among the methods used, most efficient (based on the abundance of statistically significant treatment effects) proved to be the measurement of the chlorophyll fluorescence parameter  $F_v/F_m$ , followed by the measurement of the upper cortex thickness and counting the number of algal cell layers. On the other hand, visual vitality assessment was found to be incorrect, as it was in this case severely influenced by the colour of apothecia, which does not indicate the condition directly.

According to the results, several suggestions are appropriate for further studies on retention trees, such as: (1) methods proven to be most efficient to measure lichens' condition should be applied on more lichen species and (2) it is preferable to measure the parameter  $F_v/F_m$  during different seasons.

## TÄNUSÕNAD

Esmajoones tänan huvitava teema ja heade nõuannete eest juhendajaid Piret ja Asko Lõhmust. Olulise panuse tööks vajalike ruumide ja aparatuuri osas andsid alati abivalmid Ökofüsioloogia, Mükoloogia, Loomaökoloogia ning Biofüüsika ja taimefüsioloogia õppetooli töötajad. Sealhulgas kuulub autori eriline tänu Pille Männile, kes aitas PAM-i tundma õppida ja Andres Saagile, kes seadis üles mikrotoomi ja õpetas selle kasutamist. Huvitavate arutelude ja värskete mõttesuundade eest tänan Lihhenoloogia ja Looduskaitsebioloogia töörühmade liikmeid. Uurimust toetas rahaliselt Eesti Teadusfond (grandid 6457 ja 7402; grandihoidja Asko Lõhmus).

Kuid palju abi oli ka inimestest väljaspool ülikooli: eesti keele peensustes aitas mul orienteeruda õde Kaja Türk ja inglise keelele andis viimase lihvi Janne Oengo. Lõpetuseks tänan kõikvõimaliku abi ja toetuse eest Tanel Jairust, kelle jaoks oli iseenesestmõistetav mind magistritöö valmimise ajal hiliste õhtutundideni koju oodata ning pakkuda abi mitmesuguste töö jooksul ilmnunud probleemide lahendamisel mikrotoomi tassimisest andmetabelite sorteerimiseni.

Aitäh kõigile, kes mingil moel selle magistritöö valmimisele kaasa aitasid!

## KASUTATUD KIRJANDUS

- Apel K, Hirt H. 2004.** Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* **55**: 373–399.
- Bačkor M, Fahselt D. 2004.** Physiological attributes of the lichen *Cladonia pleurota* in heavy metal-rich and control sites near Sudbury (Ont., Canada). *Environmental and Experimental Botany* **52**: 149–159.
- Baruffo L, Tretiach M. 2007.** Seasonal variations of  $F_o$ ,  $F_m$ , and  $F_v/F_m$  in an epiphytic population of the lichen *Punctelia subrudecta* (Nyl.) Krog. *The Lichenologist* **39**: 555–565.
- Bennett J. P. 2002.** Algal layer ratios as indicators of air pollutant effects in *Parmelia sulcata*. *The Bryologist* **105**: 104–110.
- Bjerke JW, Zielke M, Solheim B. 2003.** Long-term impacts of stimulated climatic change on secondary metabolism, thallus structure and nitrogen fixation activity in two cyanolichens from the Arctic. *New Phytologist* **159**: 361–367.
- Björkman O, Demmig-Adams B. 1995.** Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze ED, Caldwell MM, eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Verlag, 17–47.
- Buffoni Hall RS, Bornman JF, Björn LO. 2002.** UV-induced changes in pigment content and light penetration in the fruticose lichen *Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **66**: 13–20.
- Büdel B, Scheidegger C. 1996.** Thallus morphology and anatomy. In: Nash TH III, ed. *Lichen biology*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 37–64.
- Calatayud A, Sanz MJ, Calvo E, Barreno E, del Valle-Tascon S. 1996.** Chlorophyll a fluorescence and chlorophyll content in *Parmelia quercina* thalli from a polluted region of northern Castellón (Spain). *The Lichenologist* **28**: 49–65.
- Chakir S, Jensen M. 1999.** How does *Lobaria pulmonaria* regulate photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress? A chlorophyll fluorescence study at room temperature and at 77 K. *Physiologia Plantarum* **105**: 257–265.
- Chen J, Saunders SC, Crow TR, Naiman RJ, Brosofske KD, Mroz GD, Brookshire BL, Franklin JF. 1999.** Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology. *BioScience* **49**: 288–297.



- Dahlman L. 2003.** Resource acquisition and allocation in lichens. PhD-thesis, Department of Ecology and Environmental Science, Umeå University, Umeå, Sweden.
- Esseen PA. 2006.** Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones. *Journal of Vegetation Science* **17**: 185–194.
- Esseen PA, Renhorn KE. 1997.** Edge effects on a pendulous epiphytic lichen in fragmented forests. In: Renhorn KE. *Effects of forestry on biomass and growth of epiphytic macrolichens in boreal forests*. PhD-thesis, Department of Ecological Botany, Umeå University, Umeå, Sweden: paper V.
- Esseen PA, Renhorn KE, Pettersson RB. 1996.** Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effect of branch quality. *Ecological Applications* **6**: 228–238.
- Estrabou C, Stiefkens L, Hadid M, Rodríguez JM, Pérez A. 2004.** Effects of air pollutants on morphology and reproduction in four lichen species in Córdoba, Argentina. *Ecologia en Bolivia* **39**: 33–45.
- Fernandez-Salegui AB, Calatayud A, Terron A, Barreno EM. 2006.** Chlorophyll a fluorescence in transplants of *Parmelia sulcata* Taylor near a power station (La Robla, Leon, Spain). *The Lichenologist* **38**: 457–468.
- Franklin JF, Berg DR, Thornburgh DA, Tappeiner JC. 1997.** Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems. In: Kohm KA, Franklin JF, eds., *Creating a Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management*. Washington, USA: Island Press, 111–139.
- Gaio-Oliveira G, Dahlman L, Maguas C, Palmqvist K. 2004.** Growth in relation to microclimatic conditions and physiological characteristics of four *Lobaria pulmonaria* populations in two contrasting habitats. *Ecography* **27**: 13–28.
- Garrett RM. 1971.** Studies on some aspects of ascospore liberation and dispersal in lichens. *The Lichenologist* **5**: 33–44.
- Garty J, Weissman L, Tamir O, Beer S, Cohen Y, Karnieli A, Orlovsky L. 2000.** Comparison of five physiological parameters to assess the vitality of the lichen *Ramalina lacera* exposed to air pollution. *Physiologia Plantarum* **109**: 410–418.
- Gauslaa Y, Solhaug KA. 1996.** Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology* **10**: 344–354.
- Gauslaa Y, Solhaug KA. 1999.** High-light damage in air-dry thalli of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* – interactions of irradiance, exposure duration and high temperature. *Journal of Experimental Botany* **50**: 697–705.

- Gauslaa Y, Solhaug KA. 2000.** High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within a natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods. *Lichenologist* **32**(3): 271–289.
- Gauslaa Y, Solhaug KA. 2001.** Fungal melanins as a sun screen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Oecologia* **126**: 462–471.
- Gauslaa Y, Solhaug KA. 2004.** Photoinhibition in lichens depends on cortical characteristics and hydration. *The Lichenologist* **36**: 133–143.
- Gauslaa Y, Kopperud C, Solhaug KA. 1996.** Optimal quantum yield of photosystem II and chlorophyll degradation of *Lobaria pulmonaria* in relation to pH. *The Lichenologist* **28**: 267–278.
- Gauslaa Y, Ohlson M, Solhaug KA., Bilger W, Nybakken L. 2001.** Aspect-dependent high-irradiance damage in two transplanted foliose forest lichens, *Lobaria pulmonaria* and *Parmelia sulcata*. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1639–1649.
- Green TGA, Lange OL. 1995.** Photosynthesis in poikilohydric plants: A comparison of lichens and bryophytes. In: Schulze ED, Caldwell MM, eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Verlag, 319–341.
- Gregersen IK, Hegseth MN, Hestmark G, Kongsbak RH, Moe TF. 2006.** The relationship between thallus mass, surface area and apothecium production in *Umbilicaria rigida*. *Nova Hedwigia* **82**: 115–121.
- Hazell P, Gustafsson L. 1999.** Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants. *Biological Conservation* **90**: 133–142.
- Heber U, Bukhov NG, Shuvalov VA, Kobayashi Y. 2001.** Protection of the photosynthetic apparatus against damage by excessive illumination in homoiohydric leaves and poikilohydric mosses and lichens. *Journal of Experimental Botany* **52**: 1999–2006.
- Hedenås H, Ericson L. 2003.** Response of epiphytic lichens on *Populus tremula* in a selective cutting experiment. *Ecological Applications* **13**: 1124–1134.
- Hedenås H, Hedström P. 2007.** Conservation of epiphytic lichens: Significance of remnant aspen (*Populus tremula*) trees in clear-cuts. *Biological Conservation* **135**: 388–395.
- Hedenås H, Blomberg P, Ericson L. 2007.** Significance of old aspen (*Populus tremula*) trees for the occurrence of lichen photobionts. *Biological Conservation* **135**: 380–387.
- Hedenås H, Lundin K, Ericson L. 2006.** Interaction between a lichen and a fungal parasite in a successional community: Implications for conservation. *Journal of Vegetation Science* **17**: 207–216.

- Hestmark G. 1992.** Sex, size, competition and escape – strategies of reproduction and dispersal in *Lasallia pustulata* (Umbilicariaceae, Ascomycetes). *Oecologia* **92**: 305–312.
- Hestmark G. 1997.** Competitive behaviour of umbilicate lichens – an experimental approach. *Oecologia* **111**: 523–528.
- Hilmo O. 2002.** Growth and morphological response of old-forest lichens transplanted into a young and an old *Picea abies* forest. *Ecography* **25**: 329–335.
- Hilmo O, Holien H. 2002.** Epiphytic lichen response to the edge environment in a boreal *Picea abies* forest in central Norway. *The Bryologist* **105**: 48–56.
- Holopainen TH. 1984.** Types and distribution of ultrastructural symptoms in epiphytic lichens in several urban and industrial environments in Finland. *Annales Botanici Fennici* **21**: 213–229.
- Holopainen T, Kauppi M. 1989.** A comparison of light, fluorescence and electron microscopic observations in assessing the SO<sub>2</sub> injury of lichens under different moisture conditions. *The Lichenologist* **21**: 119–134.
- Honegger R. 2001.** The Symbiotic phenotype of lichen-forming ascomycetes. In: Hock B, ed. *The Mycota IX. Fungal Associations*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 165–188.
- Hyvärinen M. 1992.** Adaptivity of the thallus structure of *Hypogymnia physodes* to microclimatic conditions. *The Lichenologist* **24**: 267–279.
- Jackson HB, St. Clair LL, Eggett DL. 2006.** Size is not a reliable measure of sexual fecundity in two species of lichenized fungi. *The Bryologist* **109**: 157–165.
- Jahns HM, Frey P. 1982.** Thallus growth and the development of fruit bodies in *Peltigera canina*. *Nova Hedwigia* **36**: 485–498.
- Jahns HM, Smittenberg JC. 1970.** *Baeomyces roseus* Pers. – Ontogenie und Regeneration der Fruchtkörper. *Herzogia* **2**: 79–88.
- Jensen M. 2002.** Measurement of chlorophyll fluorescence in lichens. In: Kranner, I, Beckett RP, Varma AK, eds. *Protocols in Lichenology. Culturing, Biochemistry, Ecophysiology and Use in Biomonitoring*. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer Verlag, 135–151.
- Jensen M, Kricke R. 2002.** Chlorophyll fluorescence measurements in the field: assessment of the vitality of large number of lichen thalli. In: Nimis PL, Scheidegger C, Wolseley PA, eds. *Monitoring with lichens – monitoring lichens*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 327–332.

- Keddy PA. 2007.** Some general consequences of stress. In: Keddy PA. *Plants and Vegetation – Origins, Processes, Consequences*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 128–144.
- Kranner I, Zorn M, Turk B, Wornik S, Beckett RP, Batič F. 2003.** Biochemical traits of lichens differing in relative desiccation tolerance. *New Phytologist* **160**: 167–176.
- Larcher W, Vareschi V. 1988.** Variation in morphology and functional traits of *Dictyonema glabratum* from contrasting habitats in the Venezuelan Andes. *The Lichenologist* **20**: 269–277.
- Larson DW. 1981.** Differential wetting in some lichens and mosses: The role of morphology. *The Bryologist* **84**: 1–15.
- Lindenmayer DB, Franklin JF. 2002.** Conserving forest biodiversity: A comprehensive multiscaled approach. Washington, USA: Island Press
- Lõhmus P, Rosenvald R, Lõhmus A. 2006.** Effectiveness of solitary retention trees for conserving epiphytes: differential short-term responses of bryophytes and lichens. *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 1319–1330.
- Manrique E, Balaguer L, Barnes J, Davison AW. 1993.** Photoinhibition studies in lichens using chlorophyll fluorescence analysis. *The Bryologist* **96**: 443–449.
- Melic DR, Seppelt RD. 1994.** Seasonal investigations of soluble carbohydrates and pigment levels in Antarctic bryophytes and lichens. *The Bryologist* **97**: 13–19.
- Minibayeva F, Beckett RP. 2001.** High rates of extracellular superoxide production in bryophytes and lichens, and an oxidative burst in response to rehydration following desiccation. *New Phytologist* **152**: 333–341.
- Murtagh GJ, Dyer PS, Crittenden PD. 2000.** Sex and the single lichen. *Nature* **404**: 564.
- Nash TH III. 1996.** Photosynthesis, respiration, productivity and growth. In: Nash TH III, ed. *Lichen biology*. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 88–120.
- Nybakken L, Asplund J, Solhaug KA, Gauslaa Y. 2007.** Forest successional stage affects the cortical secondary chemistry of Three Old Forest Lichens. *Journal of Chemical Ecology* **33**: 1607–1618.
- Orange A, James PW, White FJ. 2001.** *Microchemical methods for the identification of lichens*. London, United Kingdom: British Lichen Society.
- Ostrofsky A, Denison WC. 1980.** Ascospore discharge and germination in *Xanthoria polycarpa*. *Mycologia* **72**: 1171–1179.

- Ott S. 1987.** Reproductive strategies in lichens. In: Peveling E, ed. *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties*. Bibliotheca Lichenologica No. 25., Berlin-Stuttgart, Germany: J. Cramer, 81–93.
- Palmqvist K. 2000.** Carbon economy in lichens. *New Phytologist* **148**: 11–36.
- Peck JLE, McCune B. 1997.** Remnant trees and canopy lichen communities in Western Oregon: A retrospective approach. *Ecological Applications* **7**: 1181–1187.
- Pentecost A, Rose CI. 1985.** Apothecium production in *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist* **17**: 33–38.
- Pringle A, Chen D, Taylor JW. 2003.** Sexual fecundity is correlated to size in the lichenized fungus *Xanthoparmelia cumberlandia*. *The Bryologist* **106**: 221–225.
- Ramstad S, Hestmark G. 2001.** Population structure and size-dependent reproductive effort in *Umbilicaria spodochoa*. *Mycologia* **93**: 453–458.
- Randlane T, Saag A, eds. 2004.** *Eesti pisisamblikud*. Tartu, Estonia: Tartu University Press.
- Randlane T, Trass H, eds. 1994.** *Eesti suursamblikud*. Tartu, Estonia: Tartu University Press.
- Renhorn KE, Esseen PA, Palmqvist K, Sundberg B. 1997.** Growth and vitality of epiphytic lichens I. Responses to microclimate along a forest edge-interior gradient. *Oecologia* **109**: 1–9.
- Rikkinen J. 1997.** Habitat shifts and morphological variation of *Pseudevernia furfuracea* along a topographical gradient. In: Tibell L, Hedberg I, eds. *Lichen Studies: Dedicated to Rolf Santesson*. Symbolae Botanicae Upsalienses 32:1, Acta Universitatis Upsaliensis, Uppsala, Sweden: Gotab, 223–245.
- Root HT, McGee GG, Nyland RD. 2007.** Effects of two silvicultural regimes with large tree retention on epiphytic macrolichen communities in Adirondack northern hardwoods, New York, USA. *Canadian Journal of Forest Research* **37**: 1854–1866.
- Rosenvald R, Lõhmus A. 2005.** Säilikpuud raiesmikel: kelle jaoks ja kui palju? *Eesti Mets* **1**: 33–38.
- Rosenvald R, Lõhmus A. 2008.** For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management* **255**: 1–15.
- Schofield SC, Campbell DA, Funk C, MacKenzie TDB. 2003.** Changes in macromolecular allocation in nondividing algal symbionts allow for photosynthetic acclimation in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *New Phytologist* **159**: 709–718.

- Seaward MRD. 1976.** Performance of *Lecanora muralis* in an urban environment. In: Brown DH, Hawksworth DL, Bailey RH, eds. *Lichenology: Progress and Problems*. London, United Kingdom: Academic Press, 342–345.
- Seymour FA, Crittenden PD, Dyer PS. 2005.** Sex in the extremes: lichen-forming fungi. *Mycologist* **19**: 51–58.
- Sigal LL, Nash TH III. 1983.** Lichen communities on conifers in Southern California mountains: an ecological survey relative to oxidant air pollution. *Ecology* **64**: 1343–1354.
- Sillett SC. 1995.** Branch epiphyte assemblages in the forest interior and on the clearcut edge of a 700-year-old Douglas-fir canopy in Western Oregon. *The Bryologist* **98**: 301–312.
- Sillett SC, Goslin MN. 1999.** Distribution of epiphytic macrolichens in relation to remnant trees in a multiple-age Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 1204–1215.
- Sillett SC, McCune B, Peck JE, Rambo TR, Ruchty A. 2000.** Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecological Applications* **10**: 789–799.
- Snelgar WP, Green TGA. 1981.** Ecologically-linked variation in morphology, acetylene reduction, and water relations in *Pseudocyphellaria dissimilis*. *New Phytologist* **87**: 403–411.
- Solhaug KA, Gauslaa Y. 1996.** Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. *Oecologia* **108**: 412–418.
- Sonesson M, Sveinbjörnsson B, Tehler A, Carlsson BÅ. 2007.** A comparison of the physiology, anatomy and ribosomal DNA in alpine and subalpine populations of the lichen *Nephroma arcticum* – the effects of an eight-year transplant experiment. *The Bryologist* **110**: 244–253.
- Vrablikova H, McEvoy M, Solhaug KA, Bartak M, Gauslaa Y. 2006.** Annual variation in photoacclimation and photoprotection of the photobiont in the foliose lichen *Xanthoria parietina*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **83**: 151–162.

## Käsikirjad

- Türk K. 2006.** *Metsasamblike seisundi hindamise meetodid*. Bachelor thesis, Institute of Ecology and Earth Sciences Department of Botany, Tartu University, Tartu.



## LISAD

Lisa 1. Uuritavade alade (46) säilikpuudega raiesmike põhiparameetrid.

Lisa 2. Samblikuliigi *Hypogymnia physodes* hõlmatipu välis- ja siseehitus.

Lisa 3. Samblikuliikide anatoomilised eripärad talluse 15 µm paksustel ristlõikudel valgusmikroskoobis.

Lisa 4. Apoteetsiumite suhtelise kogupindala mõõtmise näidis.

Lisa 5. Liigi *Lecanora allophana* erinevalt pigmenteerunud apoteetsiumid ja nende 15 µm paksused ristlõigud.

Lisa 6. Liigi *Lecanora pulicaris* erinevalt pigmenteerunud apoteetsiumid ja nende 15 µm paksused ristlõigud.

Lisa 7. Seisundinäitajate keskmised väärtused ( $\pm$  standardhälve) koos valimi suurustega samblikuliigiti raiesmikul ja metsas ning töötuse mõju statistiline olulisus *post hoc* testides koos võrreldavate paaride arvuga.

Lisa 8. Liigi *Peltigera praetextata* metsa ja säilikpuudega raiesmiku isendite isendite talluse 20 µm paksused ristlõigud talluse servast 1,5 mm kaugusel.

Lisa 9. Samblikuliikide *Lecanora allophana* ja *L. pulicaris* isendite välimuse erinevus sõltuvalt kasvukohast.

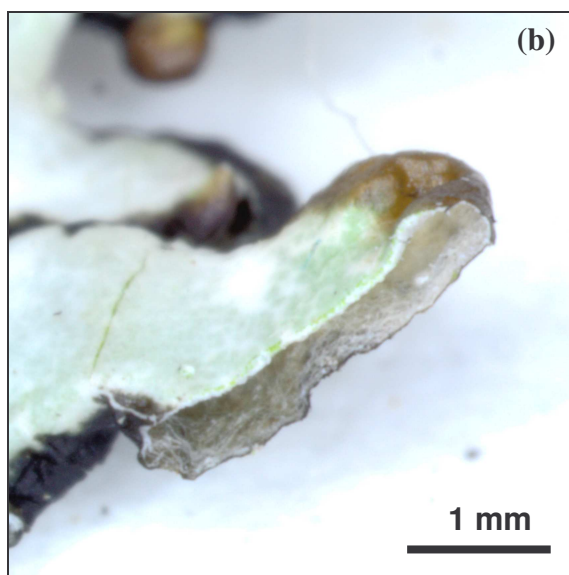
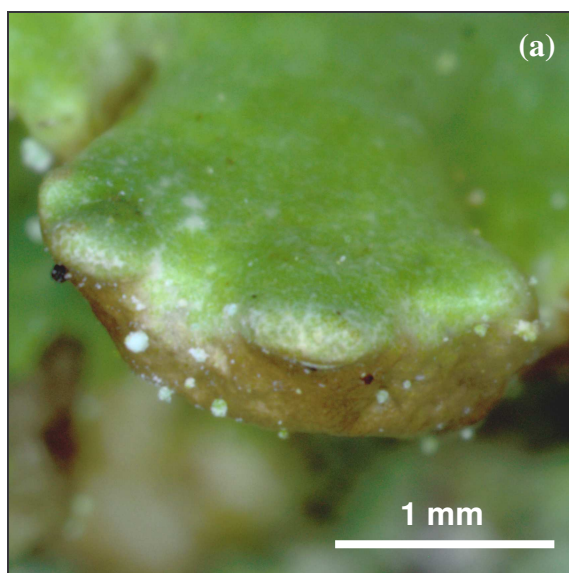
Lisa 10. Suhteliste seisundimuutuste poolest oluliselt erinevate samblikuliikide paarid kolme seisundinäitaja korral, esitatud on suhtelised seisundimuutused protsentides ja statistilised olulisused samblikuliikide suhtelise tundlikkuse võrdlemisel *post hoc*.

Uuritavade alade (46) säilikpuudega raiesmike põhiparameetrid.

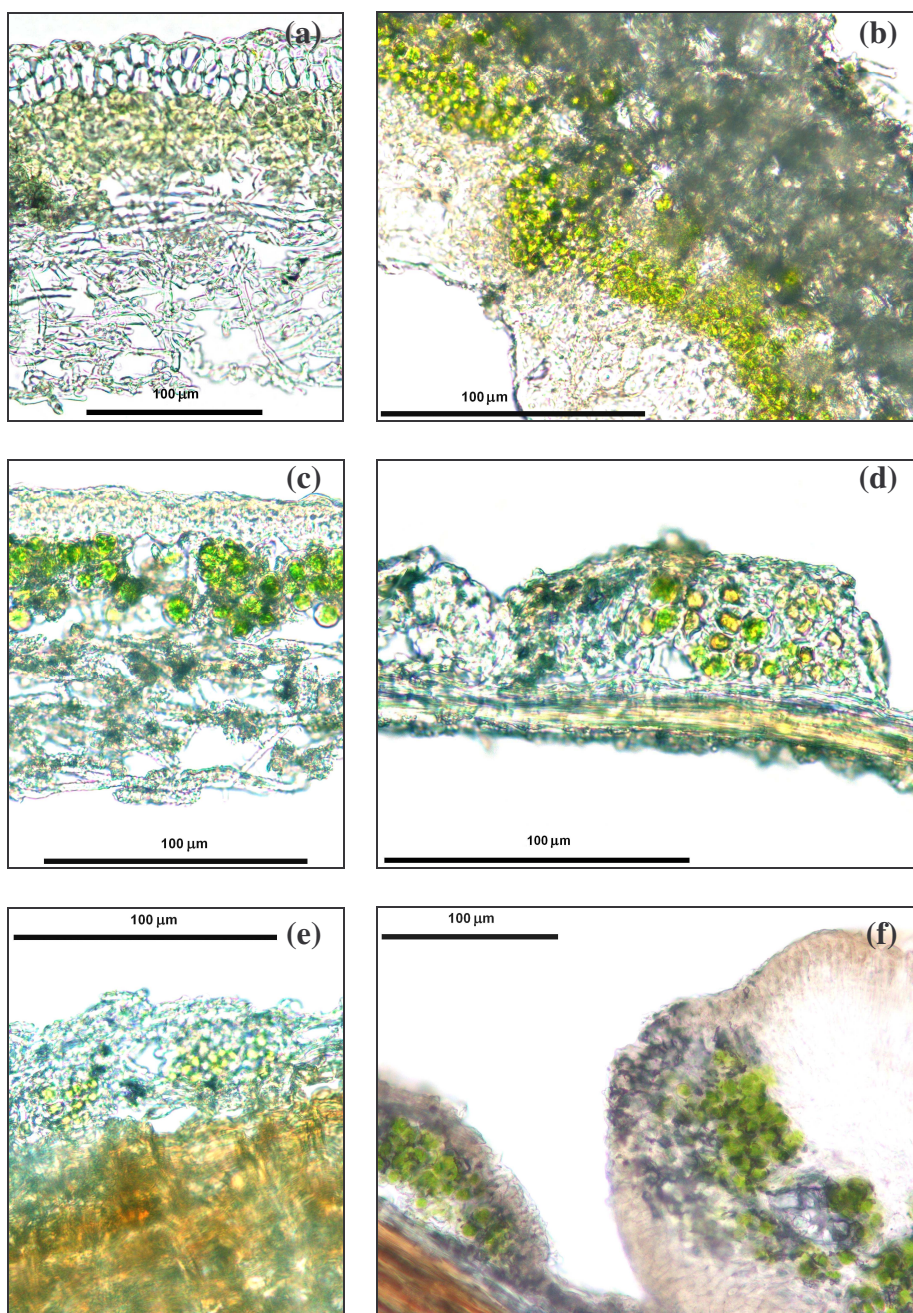
Metskond	Ala number	Tsentrroidi koordinaadid		Pindala (Ha)	Elus säilikpuude arv	Valdav kasvukohatüüp
		laius	pikkus			
Laeva	1	26°25'4"	58°28'7"	4,5	37	an
Laeva	14	26°33'17"	58°31'8"	2	6	nd
Laeva	17	26°28'47"	58°29'50"	1,5	46	nd
Laeva	18	26°28'17"	58°29'29"	6,4	36	sj
Laeva	19	26°28'28"	58°29'41"	4,2	31	nd
Laeva	22	26°30'4"	58°29'16"	3,6	93	nd
Laeva	23	26°30'7"	58°29'25"	3,7	52	nd
Laeva	27	26°26'3"	58°28'8"	4,5	66	nd
Laeva	28	26°28'33"	58°28'31"	1,8	14	an
Laeva	32	26°31'54"	58°25'50"	3,9	33	nd
Laeva	33	26°33'28"	58°25'28"	3,2	17	nd
Laeva	35	26°32'47"	58°25'8"	5,6	35	nd
Laeva	39	26°32'52"	58°24'45"	3,7	25	nd
Laeva	40	26°35'5"	58°24'30"	3,8	43	nd
Laeva	41	26°35'14"	58°24'29"	2,5	61	an
Laeva	42	26°33'60"	58°24'24"	2	36	nd
Alatskivi	43	27°1'43"	58°38'15"	2,6	29	nd
Alatskivi	44	27°1'26"	58°38'6"	4,5	17	nd
Alatskivi	45	27°2'12"	58°37'26"	2,3	3	nd
Alatskivi	46	27°2'9"	58°37'24"	2	15	nd
Alatskivi	48	27°2'29"	58°34'55"	3,4	5	nd
Alatskivi	51	27°3'32"	58°34'16"	5,6	13	nd
Alatskivi	52	27°3'32"	58°33'55"	6,9	25	nd
Alatskivi	53	27°2'33"	58°33'17"	5,1	33	nd
Alatskivi	55	27°6'7"	58°33'23"	3,5	19	nd
Alatskivi	57	27°7'38"	58°33'5"	2,3	13	nd
Alatskivi	58	27°6'26"	58°32'9"	3,7	42	nd
Alatskivi	61	27°10'18"	58°31'13"	1,9	6	jm
Alatskivi	63	27°10'8"	58°30'47"	2,7	9	jm
Alatskivi	64	27°11'11"	58°30'30"	2	6	nd
Alatskivi	65	27°11'51"	58°30'30"	5,5	24	nd
Kabala	66	25°25'43"	58°41'34"	0,8	29	jm
Kabala	67	25°25'28"	58°41'2"	1,3	22	an
Kabala	68	25°23'16"	58°40'25"	0,4	5	jm
Kabala	69	25°21'29"	58°40'48"	2,6	92	nd
Kabala	73	25°20'9"	58°40'30"	0,9	18	jm
Kabala	82	25°19'8"	58°39'10"	0,5	10	nd
Kabala	85	25°17'30"	58°38'57"	0,7	19	jm
Kabala	86	25°17'42"	58°38'39"	2,5	44	nd
Kabala	102	25°18'4"	58°28'11"	1,4	15	tr
Kõpu	108	25°11'48"	58°18'20"	1,1	18	jm
Kõpu	113	25°17'12"	58°17'47"	3,5	7	jm
Kõpu	114	25°19'48"	58°16'14"	3,4	46	nd
Kõpu	115	25°7'36"	58°17'15"	2,3	15	km
Kõpu	117	25°11'47"	58°16'60"	0,9	7	jm
Kõpu	118	25°7'12"	58°15'32"	1,6	5	jk



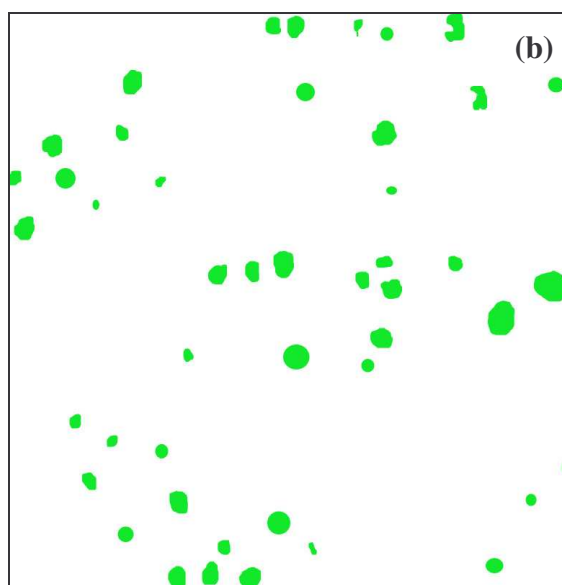
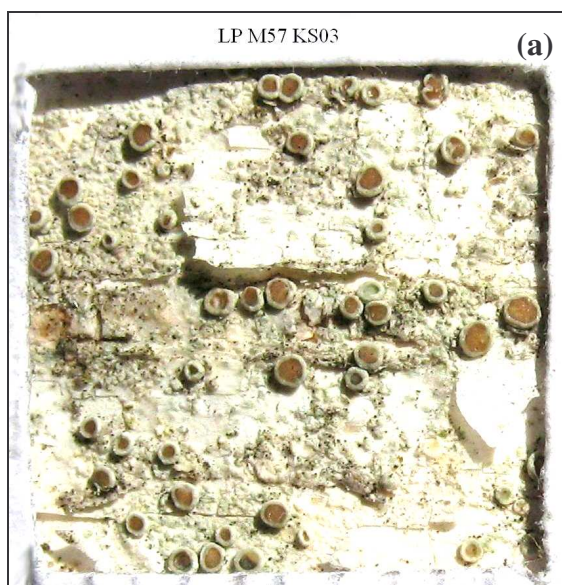
Samblikuliigi *Hypogymnia physodes* hõlmatipu välis- (a) ja siseehitus (b; hõlmatipp on eraldatud kaugusel 1,5 mm): tallus on puhetunud, südamikukihis kaheks lõhestunud.



Samblikuliikide anatoomilised eripärad talluse 15  $\mu\text{m}$  paksustel ristlõikudel valgusmikroskoobis: liigil *Peltigera praetextata* (a) puudub alumine koorkiht, liigi *Cladonia digitata* (b) vetikakiht on talluses varieeruval kõrgusel, liigi *Hypogymnia physodes* (c) hõlmatippudes on tallus südamikukihist lõhenenud, koorikja tallusega liikidel *Buellia griseovirens* (d), *Pertusaria amara* (e) ja *Lecanora pulicaris* (f; paremal osa apoteetsiumist) on vetikakiht katkendlik ja piir talluse alakülje ja puidurakkude vahel ebaselge.

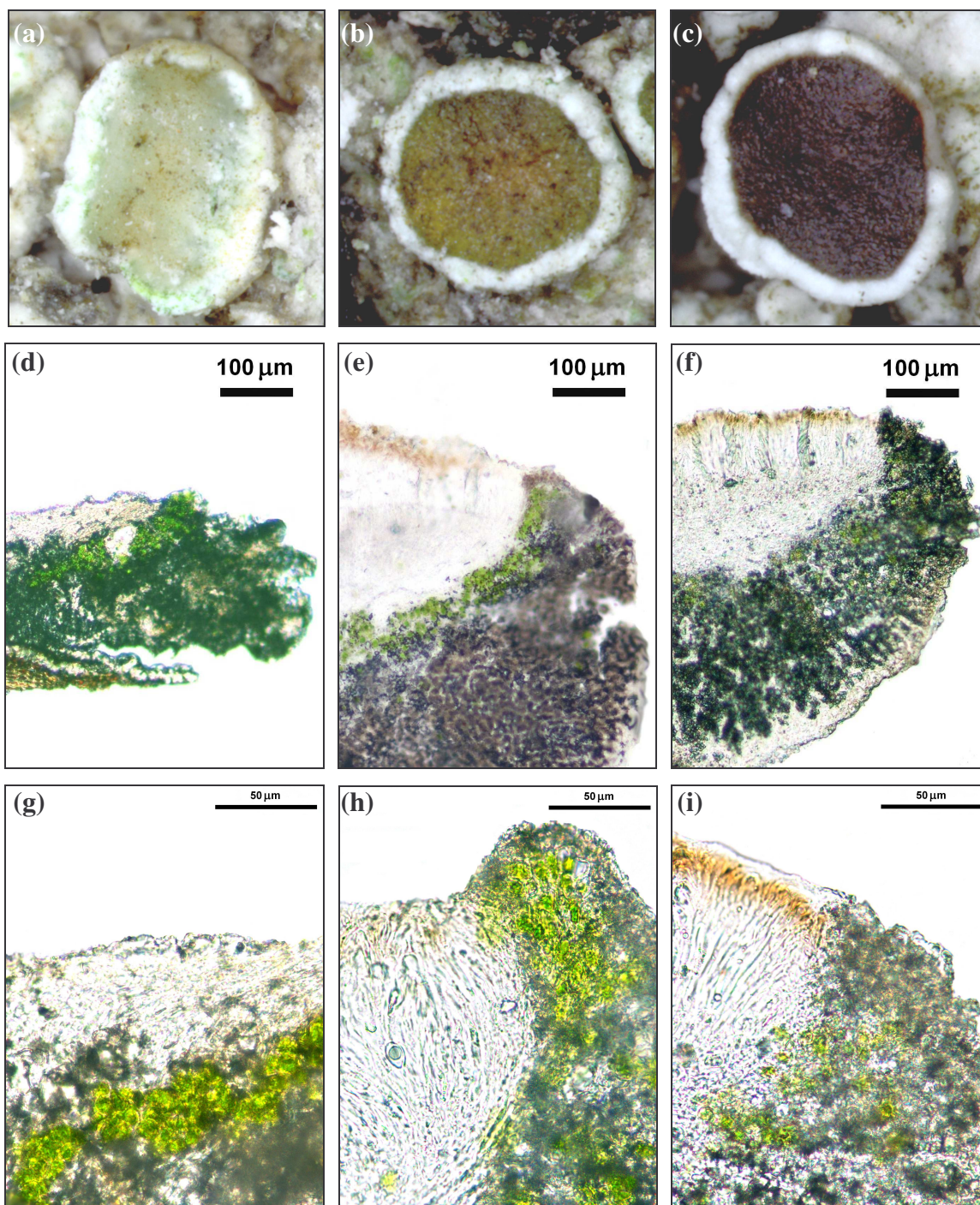


Apoteetsiumite suhtelise kogupindala mõõtmise näidis: (a) algne foto, millel kujutatud liigi *Lecanora pulicaris* tallusele kinnitatud prooviviruet külgede pikkusega 1 cm; (b) eoslavade suhtelise pindala leidmiseks Adobe pilditöötluspaketiga Photoshop 7.0 saadud pilt, millel rohelised alad vastavad eoslava pinnale algsel fotol.



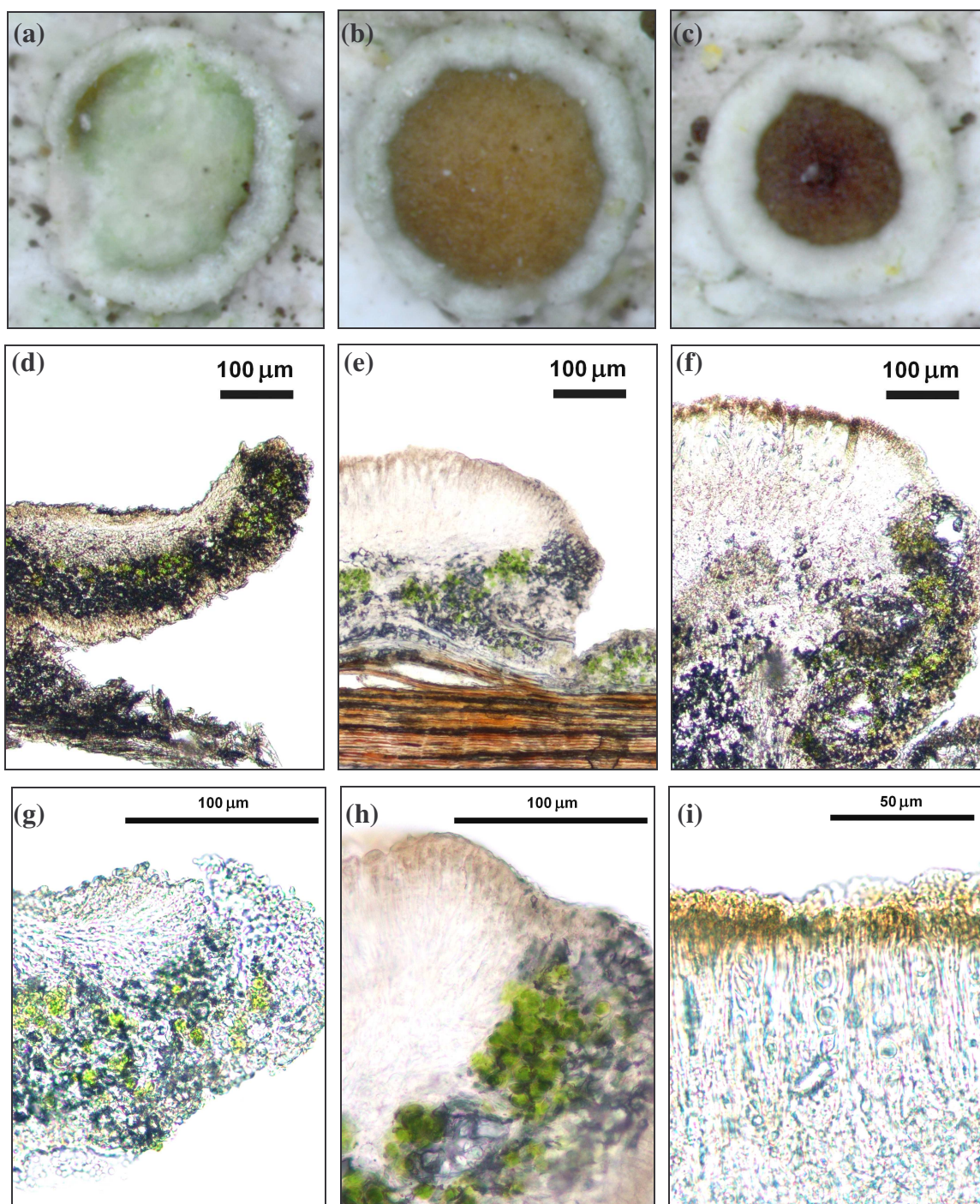


Liigi *Lecanora allophana* erinevalt pigmenteerunud apoteetsiumid (a–c; ülemine rida; tugevalt suurendatud) ja nende 15 µm paksused ristlõigud (d–i; keskmine ja alumine rida). Halli epiteetsiumiga viljakehades (a) puudub hümeenium, vetikakiht on tallusepinna lähedal (d; g). Helepruuni (b; e; h; keskmine tulp) ja tumepruuni (c; f; i; parempoolne tulp) epiteetsiumiga viljakehade ehitus on normaalne, ainus selge erinevus on pigmenteerituses.





Liigi *Lecanora pulicaris* erinevalt pigmenteerunud apoteetsiumid (a–c; ülemine rida; tugevalt suurendatud) ja nende 15  $\mu\text{m}$  paksused ristlõigud (d–i; keskmine ja alumine rida). Halli epiteetsiumiga viljakehades (a) puudub hümeenium, vetikakiht on tallusepinna lähedal (d; g). Helepruuni (b; e; h; keskmine tulp) ja tumepruuni (c; f; i; parempoolne tulp) epiteetsiumiga viljakehade ehitus on normaalne, ainus selge erinevus seisneb pigmenteerituses.



Seisundinäitajate keskmised väärtused ( $\pm$  standardhälve) koos valimi suurustega samblikuliigiti raiesmikul ja metsas ning töötuse mõju statistiline olulisus *post hoc* testides (statistiliselt olulised testid paksus kirjas) koos võrreldavate paaride arvuga.

Tunnus ja liik (n raiesmikul/n metsas)	Keskmine seisundiväärtus ±SD		p (paaride arv)
	Raiesmik	Mets	
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> (II fotosüsteemi maksimaalne efektiivsus)			
<i>Cladonia digitata</i> (26/27)	0,50±0,15	0,53±0,10	0,683 (10)
<i>Hypogymnia physodes</i> (38/38)	0,45±0,09	0,60±0,05	<b>0,003</b> (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (31/24)	0,48±0,08	0,57±0,04	<b>0,058</b> (14)
<i>Lepraria</i> ssp. (21/32)	0,42±0,12	0,55±0,08	0,265 (11)
<i>Lecanora pulicaris</i> (22/22)	0,43±0,10	0,51±0,05	<b>0,016</b> (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/12)	0,42±0,14	0,52±0,06	<b>0,013</b> (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	0,45±0,06	0,56±0,05	0,558 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (37/32)	0,44±0,11	0,54±0,06	<b>0,002</b> (15)
<i>Lecanora allophana</i> (27/27)	0,44±0,11	0,55±0,05	<b>0,006</b> (15)
Apoteetsiumite pindala prooviruudul (% 1cm <sup>2</sup> prooviruudust)			
<i>Lecanora allophana</i> (27/27)	8,34±5,43	3,69±2,72	<b>0,002</b> (15)
<i>Lecanora pulicaris</i> (22/22)	5,75±3,34	4,15±2,06	0,657 (11)
Tumede apoteetsiumite osakaal (% 1cm <sup>2</sup> prooviruudul)			
<i>Lecanora allophana</i> (27/27)	60,4±16,1	44,6±19,7	<b>0,012</b> (15)
<i>Lecanora pulicaris</i> (22/22)	76,3±11,8	61,6±22,5	<b>0,044</b> (11)
Talluse paksus (µm)			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	265,5±49,4	210,9±29,4	<b>&lt;0,001</b> (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (15/15)	125,4±11,0	117,3±13,5	0,856 (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	80,0±12,7	69,4±12,9	0,633 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	76,2±8,4	62,6±5,5	0,492 (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/9)	246,2±31,7	223,4±38,1	0,332 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	115,7±30,4	91,3±28,0	0,553 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	92,3±13,7	82,9±11,1	0,938 (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	90,2±10,5	80,4±8,6	0,927 (15)
Vetikarakukihtide arv			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	4,1±0,6	4,3±0,5	0,975 (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (13/13)	3,8±0,8	3,3±0,7	0,222 (13)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	5,4±0,8	5,1±0,8	0,923 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	5,3±0,7	4,0±0,4	<b>&lt;0,001</b> (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/8)	6,0±1,3	5,3±0,6	>0,999 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	4,9±0,6	3,9±0,4	0,492 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	5,6±0,7	4,9±1,0	0,166 (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	5,2±0,9	4,0±0,4	<b>&lt;0,001</b> (15)

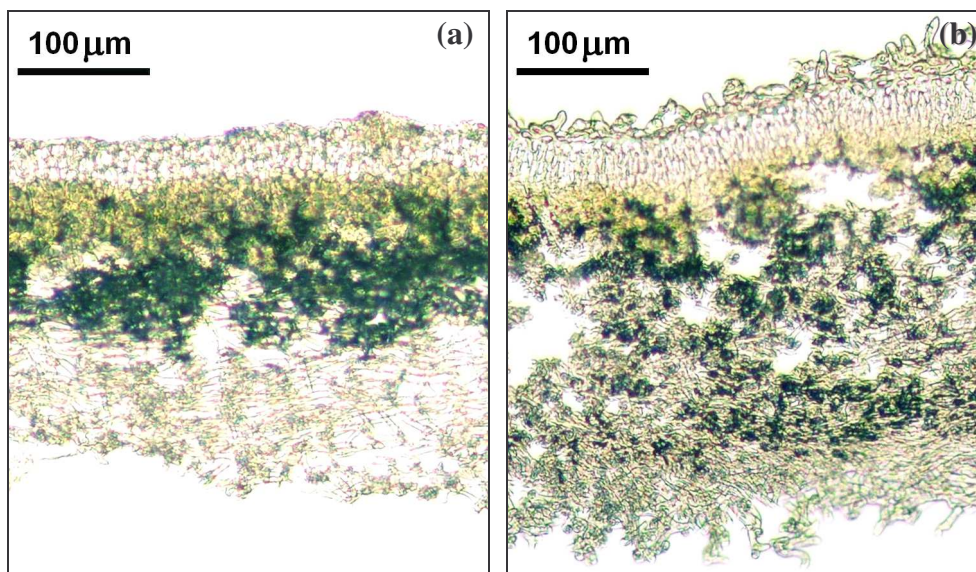
(jätkub)

(jätkub)

Tunnus ja liik (n raiesmikul/n metsas)	Keskmine seisundiväärtus ±SD		p (paaride arv)
	Raiesmik	Mets	
Vetikakihi paksus (µm)			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	39,3±6,3	40,72±5,01	0,998 (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (15/15)	26,3±4,3	22,78±3,56	0,456 (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	43,7±7,2	39,25±6,96	0,217 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	43,9±5,7	35,2±4,3	<b>0,003</b> (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/9)	57,0±9,7	47,6±8,8	0,325 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	34,8±4,8	29,9±2,7	0,969 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	41,6±6,3	36,0±5,7	0,254 (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	37,8±6,2	31,9±4,8	0,205 (15)
Koorkihi paksus (µm)			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	54,6±9,3	56,3±9,6	0,985 (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (15/15)	20,8±2,0	17,9±2,1	0,501 (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	20,6±3,0	16,6±3,7	0,168 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	21,4±2,7	13,6±2,3	<b>&lt;0,001</b> (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/9)	54,6±6,4	47,4±8,6	0,323 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	39,2±10,1	25,4±6,3	<b>0,006</b> (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	26,2±6,1	18,3±3,0	<b>0,072</b> (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	27,7±6,1	20,6±3,8	0,129 (15)
Vetikakihi osakaal			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	0,15±0,02	0,20±0,02	0,307 (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (15/15)	0,21±0,04	0,20±0,03	0,959 (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	0,56±0,04	0,58±0,07	0,927 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	0,58±0,03	0,57±0,06	>0,999 (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/9)	0,23±0,04	0,22±0,03	>0,999 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	0,33±0,06	0,37±0,09	0,955 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	0,47±0,07	0,45±0,08	0,997 (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	0,43±0,07	0,41±0,06	0,970 (15)
Vetika-seene osakaal talluses			
<i>Cladonia digitata</i> (9/9)	0,19±0,03	0,25±0,03	>0,999 (9)
<i>Hypogymnia physodes</i> (15/15)	0,28±0,07	0,25±0,05	>0,999 (15)
<i>Buellia griseovirens</i> (14/14)	1,52±0,31	1,59±0,43	0,997 (14)
<i>Lecanora pulicaris</i> (13/13)	1,56±0,27	1,63±0,47	0,990 (11)
<i>Peltigera praetextata</i> (9/9)	0,31±0,07	0,29±0,05	>0,999 (8)
<i>Pertusaria amara</i> (10/10)	0,55±0,16	0,61±0,21	0,990 (5)
<i>Phlyctis argena</i> (15/15)	1,00±0,30	0,94±0,32	>0,996 (15)
<i>Lecanora allophana</i> (15/15)	0,89±0,26	0,81±0,25	0,986 (15)

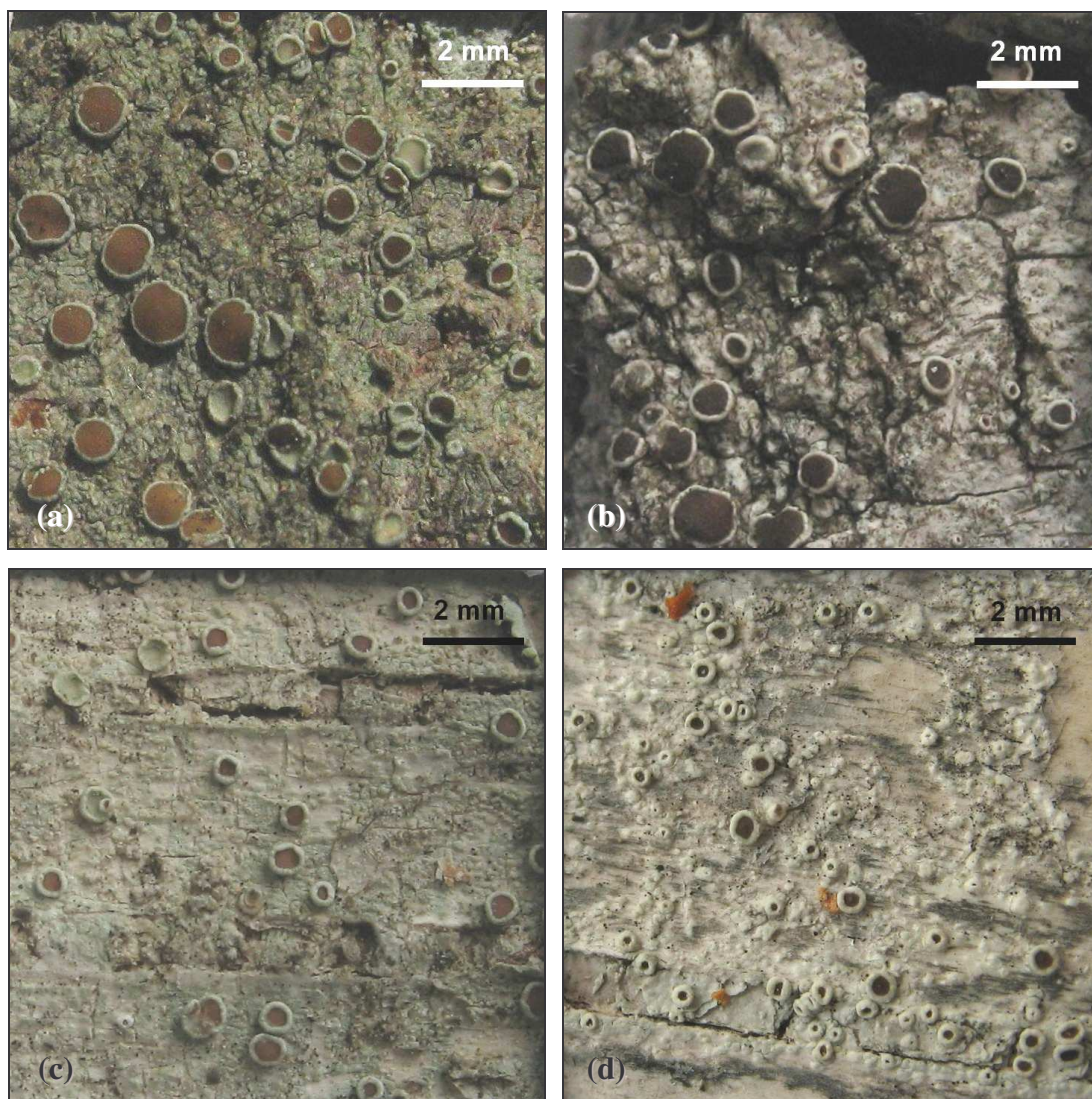


Liigi *Peltigera praetextata* metsa (a) ja säilikpuudega raiesmiku (b) isendite talluse 20 µm paksused ristlõigud talluse servast 1,5 mm kaugusel. Raiesmiku proovil on paksem tallus, koorkiht ja laiem pigmenteerunud osa.





Samblikuliikide *Lecanora allophana* (a; b) ja *L. pulicaris* (c; d) isendite välimuse erinevus sõltuvalt kasvukohast: metsas (vasakul) on epiteetsiumid kahvatumad kui säilikpuudega raiesmikul (paremal).



Suhteliste seisundimuutuste (absoluutväärtus raiesmikul lahutatud väärtusest metsas ja jagatud väärtusega metsas) poolest oluliselt erinevate samblikuliikide paarid kolme seisundinäitaja korral, esitatud on suhtelised seisundimuutused protsentides ja statistilised olulisused samblikuliikide suhtelise tundlikkuse võrdlemisel *post hoc*.

Tunnus ja samblikuliik	Muutus (%)	Võrreldav samblikuliik	Muutus (%)	p
Vetikarakukihtide arv				
<i>Lecanora allophana</i>	29,99	<i>Cladonia digitata</i>	-5,80	0,004
<i>Lecanora pulicaris</i>	31,46	<i>Cladonia digitata</i>	-5,80	0,006
Koorkihi paksus				
<i>Lecanora pulicaris</i>	68,73	<i>Cladonia digitata</i>	-1,72	0,003
<i>Lecanora pulicaris</i>	68,73	<i>Hypogymnia physodes</i>	17,80	0,031
<i>Pertusaria amara</i>	82,36	<i>Cladonia digitata</i>	-1,72	0,005
<i>Pertusaria amara</i>	82,36	<i>Hypogymnia physodes</i>	17,80	0,039
Vetikakihi osakaal				
<i>Lecanora allophana</i>	9,13	<i>Cladonia digitata</i>	-19,70	0,020
<i>Hypogymnia physodes</i>	8,80	<i>Cladonia digitata</i>	-19,70	0,023